A mon cher Rémy [illegible]
Souvenir amical
F. Bernard

Série A, n° 135
N° d'ordre
685

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Félix BERNARD

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE
AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES
AIDE NATURALISTE AU MUSÉUM

1re THÈSE. — Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le mars, devant la Commission d'examen.

MM. HÉBERT .... *Président.*
BONNIER .... } *Examinateurs.*
DASTRE .... }

PARIS

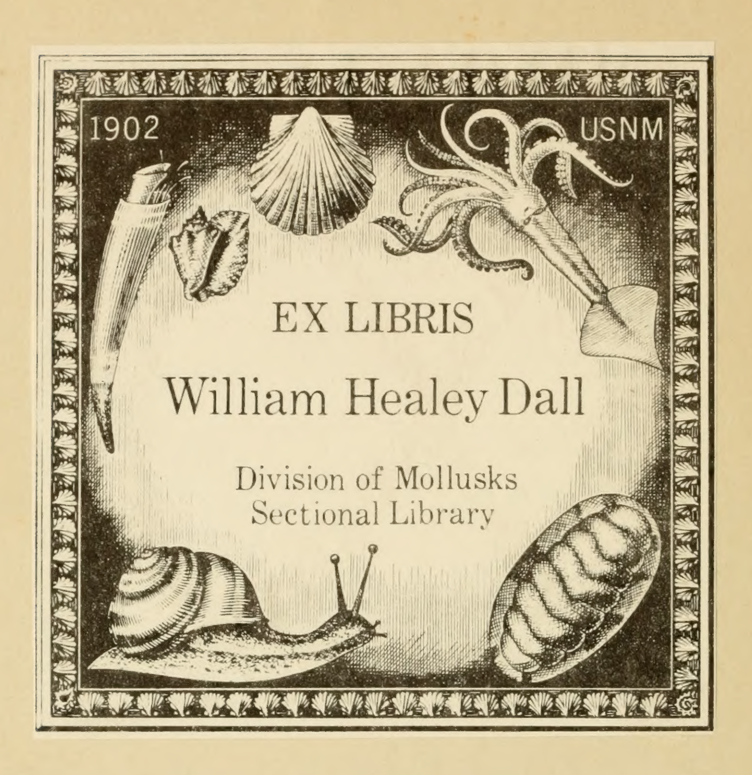
G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1890

Perrier


1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

Série A, n° 135
N° d'ordre
685

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Félix BERNARD

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE
AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES
AIDE NATURALISTE AU MUSÉUM

1re **THÈSE**. — Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches.

2e **THÈSE**. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le mars, devant la Commission d'examen.

MM. HÉBERT.................. *Président.*
BONNIER.................. } *Examinateurs.*
DASTRE.................. }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine.

1890

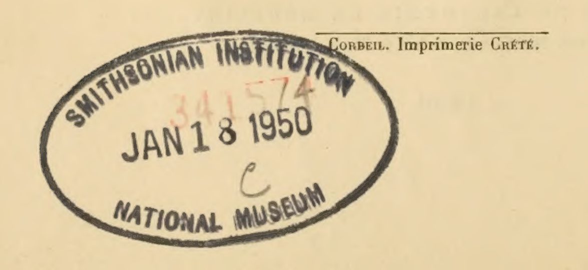


ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen	DARBOUX, Professeur..	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires.	PASTEUR.	
	DUCHARTRE.	
Professeurs	HÉBERT, Doyen honoraire...	Géologie.
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL	Chimie organique.
	OSSIAN BONNET	Astronomie.
	TISSERAND	Astronomie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ	Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
Professeurs adjoints...	WOLF	Physique céleste.
	CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	JOLY	Chimie.
Secrétaire	PHILIPPON.	

Corbeil. Imprimerie Crété.



A

M. EDMOND PERRIER

PROFESSEUR ADMINISTRATEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Hommage d'affectueuse reconnaissance.

RECHERCHES

SUR LES ORGANES PALLÉAUX

DES GASTÉROPODES PROSOBRANCHES

Par FÉLIX BERNARD.

INTRODUCTION

Ce travail fait partie d'une série de recherches entreprises au laboratoire de Malacologie du Muséum, en vue de préciser et de compléter nos connaissances relatives aux Gastéropodes Prosobranches. Ce groupe, l'un des plus importants de tout l'embranchement des Mollusques, a été jusqu'à ces dernières années relativement négligé, et, à part les essais d'Anatomie comparée de Jhering, de Spengel et de Bela Haller, les travaux les plus importants consistaient en monographies. Les genres qui ont été étudiés à ce point de vue sont les suivants : *Paludina*, *Neritina*, *Vermetus*, *Halia*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Ampullaria*, *Cyclostoma*. Ajoutons-y les familles des *Muricidés*, des *Rhipidoglosses marins*, des *Purpuridés* et des *Calyptræidés*. Des familles entières restaient à peu près inconnues, et, si l'on voulait tenter d'établir un enchaînement, une classification naturelle des groupes, on était réduit à s'appuyer sur les caractères tirés de la coquille, de la radula ou de la forme de la branchie. Les savants allemands ont les premiers tenté de combler cette lacune, mais

en France la tendance aux monographies semble encore dominer.

« Nous sommes à la période des monographies », a dit M. de Lacaze-Duthiers, et l'étude complète de types aussi variés que possible est la principale préoccupation d'un grand nombre de zoologistes. Je ne conteste pas l'utilité de ces sortes de recherches; mais le beau mémoire de M. Bouvier sur le système nerveux et la classification, on pourrait même dire sur la phylogénie des Prosobranches, a déjà prouvé d'une manière péremptoire de quelle utilité peut être un travail d'une grande étendue portant sur un seul système, et que d'autre part l'esprit de comparaison n'est pas incompatible avec la précision patiente et consciencieuse chez un anatomiste.

Le succès mérité de ce travail et de bien d'autres du même genre suffit à justifier les entreprises conçues dans le même esprit, qui ont été tentées au même laboratoire, sous la direction bienveillante de M. le professeur Perrier. Mon ami, M. Rémy Perrier, vient de publier un travail d'anatomie et d'histologie comparées sur le rein des Prosobranches; je me propose d'étudier ici le manteau et les organes qui en dépendent, la branchie, la fausse branchie et la glande à mucus. M. Malard Duméril, préparateur à Saint-Vaast, s'occupe de l'appareil digestif, et les organes génitaux seront prochainement mis à l'étude.

En ce qui me concerne personnellement, je suis heureux de pouvoir constater ici combien ma tâche a été facilitée par les ressources mises à ma disposition et par la bienveillance de mes maîtres et de mes amis. Travaillant à l'École Normale et au Muséum, je pouvais tirer parti des instruments les plus perfectionnés et des ressources d'une riche collection d'animaux exotiques. Trois laboratoires maritimes (Arcachon, Saint-Vaast, Wimereux) m'expédiaient les animaux vivants qu'il était indispensable d'avoir constamment sous la main en grande abondance pour les recherches histologiques. Aussi suis-je heureux de pouvoir

témoigner ici ma reconnaissance aux personnes qui ont bien voulu me donner des preuves de leur sympathie, et principalement au savant à qui je dédie ce premier travail comme une faible marque de ma gratitude. M. Edmond Perrier, depuis plusieurs années, s'est montré pour moi, qu'il me soit permis de le dire, un maître à la fois plein de compétence et toujours prêt à m'aider de ses bienveillants conseils. Il sait combien il peut compter sur mon dévouement et ma reconnaissance. Je tiens à remercier également MM. les professeurs Dastre et Giard, qui, à diverses reprises, ont bien voulu examiner mes préparations et me donner des avis dont j'ai pu apprécier la valeur, et M. de Quatrefages qui, avec une obligeance extrême, s'est chargé de présenter mes résultats à l'Académie des sciences.

C'est au dévouement et à l'activité infatigable de M. Durègne, directeur du laboratoire d'Arcachon, que j'ai dû la plus grande partie des animaux vivants qui m'étaient indispensables. Pendant trois ans, les envois se sont succédé d'Arcachon au Muséum ou à l'École Normale avec la plus grande régularité. J'ai reçu à trois reprises l'hospitalité la plus amicale dans ce laboratoire dû entièrement à l'initiative privée, et déjà doté de l'installation la plus confortable. Le laboratoire maritime du Muséum à Saint-Vaast la Hougue, à peine installé depuis quelques mois, m'a procuré également plusieurs types intéressants.

Pendant le court séjour que j'ai fait à la station zoologique de Naples, j'ai reçu également l'accueil le plus empressé de MM. Eisig et Lo Bianco, en l'absence de M. le professeur Dohrn. J'ai rapporté de ce voyage des matériaux précieux dont quelques-uns ont été mis en œuvre dans le présent travail.

Enfin je tiens à adresser d'une manière toute spéciale un témoignage de vive et d'ancienne amitié à M. Rémy Perrier, tout récemment encore mon collègue à l'École Normale. Pendant trois ans, nous avons cherché ensemble les meilleures méthodes et contrôlé mutuellement nos observations.

Il est inutile d'insister sur les avantages qu'a présentés pour nous cette méthode de comparaison continuelle, tant pour la connaissance des divers tissus que pour la critique des rapports des animaux étudiés.

J'ai étudié environ quarante-cinq genres appartenant autant que possible à tous les principaux groupes des Prosobranches. Mais tout naturellement mes investigations ne pouvaient être portées aussi loin pour chacun des animaux étudiés. Pour les recherches histologiques délicates, j'ai été obligé de choisir certains types plus propices que les autres, et que je pouvais avoir ou en grande abondance ou dans un état de parfaite conservation : tels sont les genres Haliotis, Trochus, Fissurelle, Patelle, Néritine, Valvée, Paludine, Littorine, Vermet, Cassidaire, Pourpre, Buccin, etc. On voit qu'ils représentent, en somme, les chefs de file des principales subdivisions de l'ordre. Les observations faites sur les autres types avaient pour but, soit de généraliser les résultats acquis, soit de constater des particularités morphologiques présentant quelque intérêt.

L'historique général de nos connaissances relatives au manteau et à ses annexes nous montrera une grande inégalité dans la manière dont sont réparties ces connaissances : certains points semblent assez bien étudiés ; d'autres, au contraire, sont, ou très discutés, ou encore plus ou moins obscurs. De là une certaine difficulté pour la manière de diriger les précédentes recherches ; j'ai voulu élucider autant que possible les faits encore mal connus, et éviter des descriptions pouvant faire double emploi avec ceux des travaux antérieurs en lesquels on peut avoir confiance. Par suite, il est indispensable pour moi de présenter ici un plan général de l'ordre suivi dans ces recherches : les points que je me suis proposé d'étudier en détail seront ainsi mieux mis en lumière.

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE SPÉCIALE DE L'ORGANE DE SPENGEL.

TROISIÈME PARTIE

STRUCTURE DES FEUILLETS BRANCHIAUX.

(Étude spéciale des éléments musculaires et du réseau nerveux inter-épithélial.)

QUATRIÈME PARTIE

GLANDE A MUCUS.

(Étude spéciale des éléments secréteurs.)

CINQUIÈME PARTIE

COMPARAISONS HISTOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES.

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

CHAPITRE PREMIER

MÉTHODES GÉNÉRALES.

Avant de commencer l'exposé de mes recherches, je dois indiquer avec quelque détail les méthodes principales dont j'ai fait usage dans les cas les plus généraux, réservant seulement la description des procédés spéciaux employés dans quelques cas particuliers : je m'abstiendrai de tenir le lecteur au courant des tâtonnements par lesquels j'ai dû nécessairement passer; j'indiquerai toutefois pourquoi, dans quelques cas, certains réactifs très usités n'ont pu réussir d'une manière satisfaisante ; à part cette exception, je décrirai exclusivement les procédés qui auront donné de bons résultats.

Toutes les recherches qui sont uniquement du domaine de l'*histologie* ont été conduites par trois méthodes générales.

§ 1. — Méthodes des coupes.

Je me suis adressé pour les coupes presque uniquement à des individus vivants ; par exception pour certains animaux rares ou exotiques, j'ai eu recours aux animaux conservés de la collection du Muséum. Il va sans dire que, malgré l'état relativement satisfaisant des matériaux de cette dernière provenance, je devais attribuer aux résultats histologiques qu'ils m'ont fournis un moindre degré de certitude et, pour pousser aussi loin que possible l'étude des tissus, j'ai dû m'adresser seulement à des échantillons frais préparés par moi-même. Les animaux conservés me donnaient d'ailleurs

des résultats intéressants, principalement au point de vue de la comparaison et de la généralisation.

A. *Fixation des tissus.* — L'un des points les plus importants dans la série des opérations relatives à la méthode des coupes était la conservation irréprochable des tissus. Cela se comprend de soi, puisque je m'intéressais le plus souvent aux éléments épithéliaux, qui sont, comme on sait, les plus prompts à se détériorer. Il fallait, dans tous les cas, plonger le plus rapidement possible l'animal ou l'organe à étudier dans un réactif capable de fixer immédiatement les tissus. Le Mollusque était donc dépouillé rapidement de sa coquille au moyen de pinces coupantes, le manteau était détaché en entier et plongé dans un liquide qui devait toujours être assez fortement acide. L'acide acétique, par exemple, jouit de la propriété de coaguler presque instantanément le mucus et d'arrêter ainsi la destruction épithéliale que ne manquerait pas d'entraîner le gonflement de cette dernière substance sous l'action de l'eau pure.

Le réactif fixateur que j'employais de préférence est l'acide picro-sulfurique de Kleinenberg, préparé suivant la méthode indiquée dans le Traité classique de Bolles-Lee et Henneguy. Dans le cas où je m'occupais de préférence des éléments nerveux et neuro-épithéliaux, j'employais avec succès un mélange à partie égale d'acide chromique au millième et d'alcool à 70°, dans lequel je laissais les fragments toujours fort petits pendant trois heures environ. Dans tous les cas, la préparation était mise dans l'alcool à 70° pendant vingt-quatre heures au moins, l'alcool étant changé plusieurs fois pour obtenir la décoloration parfaite.

Le fragment à étudier était, dans l'agent fixateur même, tendu par des épingles sur une très petite plaque de liège qu'il ne quittait qu'à la fin de la série des préparations. Ainsi maintenu et fixé, au sortir de l'alcool à 70°, il était plongé dans un réactif colorant.

L'*acide osmique* a été employé surtout avec succès pour l'étude des membranes : un feuillet branchial, par exemple,

étalé sur une lamelle par la demi-dessiccation, était exposé pendant quelques minutes aux vapeurs d'acide osmique. L'épithélium, il est vrai, n'était pas toujours fixé d'une manière satisfaisante, parce que l'acide exagère pendant un instant la sécrétion du mucus. Cependant, dans les cellules mucipares elles-mêmes le réseau protoplasmique apparaissait alors en coupes avec une grande netteté. Mais c'était surtout pour l'étude de la membrane de soutien de la lamelle que cette méthode donnait de bons résultats.

B. *Colorations.* — J'ai recherché les avantages et les inconvénients d'un assez grand nombre de réactifs colorants usités habituellement (carmins variés, hématoxyline, violet de gentiane, safranine, purpurine, nigrosine, etc.). Mais les plus belles coupes que j'ai pu obtenir sont des coupes à double coloration bleue et rouge dues à une substance carminée et au bleu de méthylène. Le tissu à étudier fixé sur un petit fragment de liège était, au sortir de l'alcool à 70°, porté dans une solution de carmin boraté, de carmin aluné, ou mieux, de *picro-carminate d'ammoniaque*; les deux premiers réactifs réussissaient surtout pour l'histologie fine des éléments nerveux; le dernier, d'un usage plus général, avait de plus pour moi l'immense avantage de mettre admirablement en évidence les cellules neuro-épithéliales. Le fragment était, suivant sa grosseur, maintenu douze à vingt-quatre heures dans la liqueur carminée, et lavé à l'eau. Il était ensuite plongé pendant vingt-quatre heures dans l'alcool à 70°. Je faisais alors commencer la coloration en bleu; je devais chercher à doser la quantité de bleu employée. Pour obtenir une coloration toujours identique, je faisais une dissolution saturée de bleu dans l'alcool à 90°, et je mélangeais une partie de cet alcool avec une partie d'alcool à 90° pur. La préparation restait vingt-quatre heures dans ce mélange. Elle restait vingt-quatre heures encore dans une liqueur formée de même avec deux parties d'alcool absolu pur et une partie d'alcool saturé de bleu.

C. *Enrobage.* — L'objet étant ainsi à la fois coloré et

déshydraté, il s'agissait de l'inclure dans la paraffine. L'huile de cèdre m'a paru le plus précieux des véhicules employés. Mais, plus récemment, j'ai pu supprimer complètement pour de petits objets cette partie de l'opération et la remplacer par un procédé beaucoup plus expéditif que m'a indiqué M. Viallanes. Au sortir de l'alcool absolu, l'objet est plongé dans le toluène, où il peut rester longtemps sans s'altérer. Cette substance se mélange parfaitement à l'alcool absolu.

On fait le vide dans le tube au moyen d'une trompe à eau, ce qui favorise la sortie de l'alcool et la pénétration du toluène. On fait ensuite l'inclusion dans la paraffine chaude, en faisant encore le vide dans le tube. Le toluène, très volatil, est enlevé et la paraffine pénètre très rapidement. Quelques minutes suffisent en effet pour les objets très petits.

La paraffine employée est de la paraffine allemande fondant à 52°. Toutefois, en été, pour faire des coupes très minces au 1/400e par exemple, la paraffine française à 60° m'a donné de bons résultats. Quand la pénétration est jugée accomplie, un peu de paraffine est coulée dans un verre de montre qui a été recouvert d'une très mince couche de glycérine. L'objet est plongé dans cette paraffine encore liquide, et alors détaché rapidement de son support de liège. La paraffine est refroidie brusquement dans l'eau froide; par un trait tracé sur le bloc on indique, avant le complet refroidissement, le sens dans lequel les coupes devront être faites. Une fois refroidi, le bloc se détache de lui-même de la coupelle, grâce à l'interposition de la glycérine. Il est coupé de la grandeur voulue et fixé à la cuvette du microtome de Dumaige (1).

Les coupes, comme on sait, s'obtiennent en séries continues, au moyen de cet excellent appareil, et il est facile d'en faire spontanément varier l'épaisseur; j'avais ainsi à volonté dans une même série des coupes au 100e, au 200e et au 400e de millimètre.

(1) L'emploi de la glycérine a été indiqué par M. Garnault dans sa monographie du Cyclostome.

D. *Montage des coupes.* — Pour monter les coupes j'ai employé un procédé très simple que je n'ai vu encore indiqué nulle part. Il est souvent important de pouvoir traiter les coupes une fois collées par des réactifs variés. On peut en effet avoir besoin de colorer à nouveau des coupes trop pâles, ou inversement, d'éclaircir des coupes opaques, d'étaler des coupes plissées ou même d'ouvrir sans les détériorer des préparations complètement montées dans le baume.

J'ai renoncé successivement à tous les procédés qui m'avaient été indiqués, quoique j'eusse reconnu leurs avantages respectifs; mais chacun d'eux m'a semblé présenter de graves inconvénients : la gomme laque et le collodion ne résistent pas à un lavage à l'alcool absolu, et ne donnent pas des préparations bien planes : l'albumine glycérinée de Mayer a l'inconvénient de se colorer trop fortement par les substances que j'employais et de sécher difficilement, ou bien de présenter, par la dessiccation, des craquelures fort gênantes.

Je me suis arrêté à l'usage de la *gélatine*, dissoute dans vingt-cinq fois son poids d'eau et filtrée. Une couche épaisse de cette substance bien chaude est étendue sur la lamelle ; les séries de coupes, coupées en segments de longueur convenable, sont déposées parallèlement, et la lamelle est portée sur la platine chauffante de Malassez à une température voisine de 40°. On voit alors les coupes s'étaler parfaitement sur la gélatine sans se séparer les unes des autres. Tous les plis disparaissent et l'ensemble des coupes devient parfaitement plan. On enlève le plus possible du liquide avec un papier buvard jusqu'à ce que la couche de gélatine soit invisible ; on laisse ensuite sécher pendant douze heures. Parfois il arrive que la couleur bleue disparaît quand on chauffe la gélatine : c'est que cette substance est alors alcaline. On évite cet accident en y ajoutant une très petite quantité d'un acide quelconque. Les coupes ainsi collées résistent à tous les agents. On commence dans tous les cas par se débarrasser de la paraffine au moyen du xylène ; si l'on voit

alors que la coloration est satisfaisante, on monte les coupes dans le baume de Canada, qui me semble à tous égards préférable à la glycérine.

Pour décolorer les coupes trop bleues, je les maintiens quelque temps dans un mélange à volumes égaux d'alcool absolu, de girofle et de xylène. Plus souvent on a à colorer des coupes trop pâles ou bien à ajouter une coloration nouvelle ; les deux matières qui m'ont donné les meilleurs résultats pour l'un ou l'autre de ces deux usages sont le vert de méthyle et le bleu de méthylène. Ils doivent être dissous dans un mélange à volumes égaux d'alcool absolu et de xylène ; l'alcool absolu employé pur détériore les tissus et exfolie la gélatine. Le vert de méthyle réussit en solution très concentrée, et si l'action est prolongée pendant plusieurs heures ; le bleu de méthylène colore plus rapidement, et son action doit être arrêtée dès que la gélatine commence à bleuir. On peut, suivant que la substance colorante est concentrée et employée pendant peu de temps, ou bien peu concentrée et maintenue pendant un temps plus long, obtenir des sélections spéciales qui ont un certain intérêt : ainsi le mucus et, à un moindre degré, les muscles se colorent rapidement et fortement : ils se décolorent de même sous l'action du réactif cité plus haut. Au contraire, l'effet produit sur les nerfs est plus lent et plus durable. En définitive, en employant les substances colorantes dans les proportions citées plus haut, on n'a à faire usage des colorations ou des décolorations après coup que si l'on fait varier notablement l'épaisseur des coupes. Les proportions indiquées donnent des teintes encore suffisantes pour des coupes au 400e ; elles sont beaucoup trop vives pour des coupes au 100e. D'une manière générale, les muscles restent colorés d'un bleu violet intense ; le mucus d'un bleu pur, les nerfs d'un bleu presque pur plus pâle ; les cellules épithéliales ont leurs membranes bleues et leurs contours roses ; les cellules nerveuses sont roses et les cellules neuro-épithéliales rouge vif ; enfin les noyaux n'absorbent pas le bleu.

Pour l'histologie fine des tissus nerveux j'ai trouvé un grand avantage à ajouter à l'alcool absolu une petite quantité d'acide chromique solide avant d'y faire dissoudre le bleu de méthylène; celui-ci prenait une teinte plus vive, comme il arrive lorsqu'il est en présence de l'acide chromique dissous dans l'eau. L'acide, avant qu'il ait commencé à décomposer l'alcool, garde les propriétés dissociantes à l'égard du système nerveux et sert en même temps de mordant pour la matière colorante. J'obtiens ainsi sur les coupes, avec facilité, une teinte d'un bleu intense pour toutes les fibrilles nerveuses, qui apparaissent avec autant de netteté qu'à la suite des meilleures dissociations à l'acide chromique.

§ 2. — **Dissociations.**

La méthode de dissociation m'a servi surtout pour l'étude de l'épithélium. Son application présentait dans le cas actuel des difficultés spéciales qui ont détourné jusqu'ici de l'examen des Prosobranches tous les zoologistes qui s'occupaient de ces questions. Flemming dit en effet formellement que la dissociation des cellules épithélales des Prosobranches ne lui a jamais donné de résultats satisfaisants, et cependant il s'adressait aux animaux d'eau douce; cela tient à ce que chez eux les plateaux des cellules épithéliales ciliées sont très épais et bien plus solidement unis que dans les autres groupes. Aussi lorsqu'on tente des dissociations, les plateaux tombent-ils souvent tout d'une pièce. D'autre part, le gonflement bien connu du mucus sous l'action de l'eau rendant incommode l'usage des réactifs faibles et à action lente, j'ai employé, après bien des essais, un mélange composé des substances suivantes :

Alcool à 90°	10	grammes.
Acide chromique au 1/1000^{e}	10	—
Glycérine	5	—
Acide acétique	5	—
Eau	200	—

Ce liquide coagule rapidement le mucus et permet d'i-

soler les cellules avec les aiguilles au bout d'un temps variant d'un quart d'heure à trois heures; la forme des cellules est d'ailleurs conservée d'une manière satisfaisante.

Dans une note publiée précédemment j'ai indiqué comme un excellent réactif dissociant le chlorure de ruthénium. J'employais ce sel en dissolution étendue d'une nuance jaune orangé ; il jouit à peu près des propriétés de l'acide chromique faible, mais il fixe mieux les tissus et surtout ne déforme pas les cellules comme l'acide chromique au millième si son action se prolonge. La teinte qu'il communique est plus vive, plus fixe et surtout présente cet avantage qu'elle est pour le système nerveux d'un ton presque gris sur un fond général orangé. Après l'action du chlorure de Ruthénium pendant un quart d'heure, le système nerveux inter-épithélial de la fausse branchie peut être dissocié et mis en évidence clairement au moyen d'un pinceau fin. J'obtenais aussi de belles préparations destinées à montrer par transparence le tissu intérieur des organes en lamelles ; malheureusement ce produit ne se trouve pas dans le commerce, et je n'ai pu m'en procurer qu'une seule fois au laboratoire de M. Debray.

§ 3. — Observations par transparence.

Cette méthode s'applique tout naturellement à l'étude des organes plats et minces tels que les feuillets de la branchie, de la fausse branchie et de la glande à mucus. Malgré sa simplicité, elle a donné jusqu'ici des résultats peu exacts à plusieurs des observateurs qui l'ont appliquée aux animaux dont je m'occupe. En effet, les anciens zoologistes se gardaient d'enlever l'épithélium, ils ne coloraient pas les tissus : il leur était par suite impossible de connaître les éléments situés dans l'épaisseur du feuillet. Il est au contraire indispensable de traiter d'abord l'organe à examiner dans son ensemble par un réactif permettant d'enlever facilement l'épithélium sous l'action d'un filet d'eau ou d'un pinceau. L'alcool au tiers et surtout l'acide chromique au 1/10,000[e]

conviennent très bien pour cet usage. La membrane de soutien sur laquelle s'insèrent les cellules épithéliales est toujours très résistante, et l'on peut, avec un peu de soin, éviter de dilacérer ce feuillet, ou d'écraser les tissus sous-jacents. Après être restés une heure environ dans l'acide chromique, les feuillets sont portés dans une dissolution colorante, lavés avec soin et examinés dans la glycérine. J'employais pour diverses lamelles d'un même organe le picro-carminate, la purpurine (pour l'étude des muscles), l'hématoxyline, et surtout le bleu de méthylène dissous dans de l'acide chromique au 10/1000e; il était facile d'ailleurs de faire des colorations doubles. La membrane de soutien, quoique vivement colorée en bleu, reste toujours parfaitement transparente.

CHAPITRE II

DESCRIPTION SOMMAIRE DE LA CAVITÉ PALLÉALE.

Position de l'animal. — Dans toutes les descriptions j'ai adopté pour l'orientation des animaux une même convention, qui est, à mon avis, la plus simple, la plus naturelle et, sans aucun doute, la plus généralement admise : l'animal est supposé placé sur un plan horizontal, *la tête en avant:* les mots *supérieur* et *inférieur* ont donc pour moi respectivement la même signification que *dorsal* et *ventral*. Je crois inutile de supposer un Gastéropode marchant sur un plan vertical et se tenant comme un bipède. Cependant, de la disposition même des organes que j'ai étudiés, il résulte, comme on s'en apercevra sans doute, une légère difficulté : pour étudier le manteau, il faut nécessairement l'examiner par sa face *ventrale*, et alors, quand on représente les organes palléaux, ce qui est à la droite de l'animal vient à la gauche de la figure. Pour éviter toute confusion, *je continue néanmoins à tout rapporter à la position morphologique*, et dans tout le cours de la description les parties sont désignées

comme si elles étaient vues par la face *dorsale*, à travers l'épaisseur du manteau. J'ai évité de me servir des mots *interne* et *externe* qui pouvaient prêter à quelque confusion; lorsque je les emploie, c'est toujours à propos des diverses parties d'un organe considéré *en lui-même*, par exemple à propos d'un organe symétrique. Cet avertissement était nécessaire, puisque M. de Lacaze-Duthiers et ses élèves placent, par suite d'une convention générale faite sur le règne animal, les animaux qui nous occupent dans une position bien différente.

Le manteau des Prosobranches, qui, avec ses dépendances, fait l'objet de ce travail, est un repli du tégument qui recouvre toute la face dorsale de la partie antérieure du corps, et limite entre lui et le tégument dorsal la *cavité palléale*. Ce repli et tous les organes qui en dépendent sont constamment innervés par les premiers ganglions de la chaîne viscérale (premiers ganglions du *centre asymétrique* pour M. de Lacaze-Duthiers).

Le manteau peut être considéré comme formé par une double lame tapissée d'épithélium. La lame supérieure ou dorsale est attenante à la coquille qu'elle sécrète ; la lame inférieure constitue le plafond de la cavité palléale. C'est par des replis de cette lame que sont formés les *organes palléaux* ou dépendances du manteau, que nous allons énumérer.

1° Chez les *Fissurellidés*, la cavité palléale est courte, ouverte en arrière par un trou qu'on voit au sommet de la coquille (trou apical). Sur le plan médian, une courte cheminée anale est adossée au manteau ; deux branchies symétriques s'insèrent au fond de la cavité, sur le manteau; elles sont *libres sur toute leur étendue* et *bipectinées*. On appelle ainsi des branchies formées d'une lame triangulaire appelée *support branchial*, sur laquelle sont disposées de chaque côté des séries des lamelles branchiales.

2° *Haliotidés*. — On sait que dans ces animaux la cavité palléale est fortement rejetée de côté par le muscle columellaire. La cavité palléale n'est pas continue sur la face

dorsale; elle présente une fente sous-jacente à la ligne de trous de la coquille. Il y a deux branchies bipectinées, mais soudées dans presque toute leur étendue par leur face dorsale, et libres à la pointe (fig. 16 et 80). Entre la branchie gauche et la fente palléale est une large bande longitudinale, présentant des plis transversaux très prononcés. C'est la *glande à mucus*. Le rectum se termine par une courte cheminée vers le tiers postérieur de la glande à mucus.

3° *Trochidés* et *Turbonidés*. — Le manteau est continu et n'a plus ni pore ni fente. Il n'y a qu'une branchie, située à gauche et bipectinée (fig. 82, 83, 84). Le support branchial se prolonge vers la droite en une large lame qui va plus loin se souder au manteau, de manière à subdiviser la cavité palléale, dans sa moitié postérieure, en deux étages superposés. Toute la portion gauche du manteau est recouverte par le rectum, qui va s'ouvrir très en avant, et dont les parois sont épaissies et glandulaires, et par une glande gaufrée plus ou moins développée qui s'étend à une distance plus ou moins grande de la branchie. A gauche du rectum, en arrière, s'ouvre un sac volumineux que B. Haller et R. Perrier appellent canal papillaire; c'est le rein gauche. (Il est plus réduit chez l'Haliotis et ne déborde pas sur le manteau.)

4° *Néritidés*. — Cette famille diffère de la précédente par l'absence de canal papillaire. Il y a encore une cloison transversale, mais moins étendue en avant; à gauche est la masse recto-génitale très volumineuse (fig. 84).

Les quatre groupes que nous venons d'examiner sont caractérisés par la présence d'une ou deux branchies bipectinées libres au moins en partie et terminées en pointe. On les a appelés pour cette raison *Aspidobranches*. Dans la classification fondée sur la radula, ils se nomment *Rhipidiglosses*. Nous leur conserverons par la suite le nom de *Diotocardes*, qui leur a été donné par Mörch et qui est tiré de la présence de deux oreillettes au cœur. Ce nom a été adopté dans les recherches récentes d'anatomie comparée aux-

quelles j'ai fait précédemment allusion. Il va sans dire que nous ne prenons pas ce terme dans la même acception que Mörch, qui réunissait en un même groupe les Lamellibranches et les Scutibranches.

5° *Patellidés.* — Plusieurs cas sont à considérer dans cette famille : nous les examinerons en détail ; bornons-nous à dire que la branchie, lorsqu'elle existe (Tecture), est bipectinée et assez semblable à celle des Nérites (fig. 66). M. R. Perrier fait pour les Patellidés un sous-ordre spécial, celui des *Hétérocardes.* Ces animaux n'ont qu'une oreillette, et elle est située par côté, et non en avant comme dans le groupe suivant.

6° *Monotocardes*, en général ; ce sous-ordre, qui comprend le plus grand nombre de Prosobranches vivants, renferme des formes où la branchie est soudée au manteau dans toute son étendue (fig. 61, 85) et *monopectinée* (d'où le nom de Pectinibranches). A gauche de la branchie, entre celle-ci et le corps, est en général un autre organe tantôt filiforme (fig. 34 à 47), tantôt bipectiné (fig. 1), que l'on appelle fréquemment la *fausse branchie* ou l'*organe de Spengel.* La masse recto-génitale est toujours à droite : entre elle et la branchie s'étend un espace généralement assez large, souvent plissé, qui est le siège de la sécrétion du mucus : c'est la *glande à mucus.* Nous aurons à rechercher ce qui, chez les Diotocardes et dans les autres ordres de Gastéropodes, correspond à l'organe de Spengel. Cet examen a déjà été fait par Spengel, comme nous allons le voir, et la vérification des assertions de cet auteur constituera un des objets les plus importants de ce travail.

Les organes palléaux offrent une disposition un peu spéciale dans quelques types (Paludine, Valvée, Ampullaire, etc.). Je me suis abstenu d'examiner ce dernier genre qui vient d'être l'objet d'une monographie très complète de M. Bouvier ; on trouvera plus loin la description du manteau des deux autres genres.

Les organes que je me suis proposé d'étudier sont donc

la *branchie*, la *glande à mucus* et l'*organe de Spengel*. Il faut ajouter le tissu même du *manteau* et les espaces sanguins qu'il renferme.

Ces préliminaires étant établis, je vais passer rapidement en revue les divers travaux qui ont été publiés sur les organes palléaux : cette étude nous permettra de déterminer ce qui, dans la connaissance de ces organes, peut être considéré comme acquis, et par suite, d'indiquer quels sont les points que j'ai dû chercher plus spécialement à étudier.

CHAPITRE III

HISTORIQUE GÉNÉRAL.

Si l'on jette un coup d'œil sur l'ensemble des travaux où il est question, à titres divers, des organes palléaux des Mollusques, on est frappé de voir, qu'à une même époque, les recherches de tous les zoologistes sont conçues dans le même esprit et comportent à peu près exactement le même degré de précision : les progrès sont assez brusques et dus généralement à un très petit nombre de zoologistes qui ont su imprimer une impulsion nouvelle, établir un niveau auquel il n'est plus permis de demeurer inférieur. Sans aucune exagération, on peut dire que l'histoire des organes palléaux met en relief trois noms principaux, ceux de Cuvier, de M. de Lacaze-Duthiers et de Flemming.

Nous pouvons par suite considérer dans cette histoire trois périodes : la première comprend les travaux exécutés depuis Cuvier jusque vers 1859; la plupart des anatomistes ne poussent guère leurs investigations plus loin que ne l'avait fait Cuvier. Les zoologistes éminents qui ont illustré cette époque ne s'occupaient guère des Prosobranches.

Puis, sous l'influence de H. Milne Edwards et de ses illustres disciples, MM. de Quatrefages, Em. Blanchard et M. de Lacaze-Duthiers, la précision s'introduit dans les dis-

sections. On ne se contente plus d'examiner ce qui frappe les yeux tout d'abord, on pousse les études anatomiques aussi loin que possible. Mais le système nerveux tient la première place dans les préoccupations de l'école française, et les organes de la respiration sont un peu négligés. Dans cet ordre d'idées, les élèves de M. de Lacaze-Duthiers, à l'exemple de leur maître, ont contribué dans ces dernières années à étendre utilement nos connaissances sur la morphologie des Mollusques.

C'est presque exclusivement en Allemagne que se manifeste depuis une quinzaine d'années cette tendance aux études histologiques attentives qui caractérise notre troisième période. Le mémoire de Spengel, quoique postérieur aux belles recherches de Flemming, porte plutôt le cachet de la seconde période; en France, un seul mémoire, celui de M. Garnault, peut être considéré comme complet au point de vue histologique. Mais la voie est désormais ouverte et le départ est fait entre les problèmes qui sont du ressort de l'histologie et ceux qu'on peut résoudre par l'anatomie seule. On va voir dans l'historique de chacune des trois périodes quels sont ces problèmes et quelles sont les solutions qui en ont été proposées.

§ 1. — Première période.

Je crois inutile de faire remonter l'exposé des recherches relatives aux organes palléaux des Prosobranches au delà de l'année 1817, date de la publication du Règne animal et surtout des Mémoires sur les Mollusques. Tous les travaux d'Adanson, de Müller, Pallas, Bruguière, Gmelin, Poli, Lamarck, les premiers ouvrages de Cuvier lui-même, se trouvent résumés dans l'histoire de la Malacologie placée par de Blainville en tête de son *Manuel de Malacologie et de Conchyliologie* (1825). En fait, Cuvier le premier attribue aux organes de la respiration une grande importance pour la classification des Mollusques. On sait qu'il divisait les Gastéropodes en Nudibranches, Inférobranches, Tectibranches,

Pectinibranches, Scutibranches et Cyclobranches. Il est remarquable de voir à quel point ces divisions se sont imposées à l'esprit des naturalistes. Les trois dernières correspondent à peu près aux grands groupes des Prosobranches ; on tend en effet de plus en plus, d'après les travaux les plus récents, à séparer des autres Prosobranches les Patelles, qui, avec les Chitons, formaient pour Cuvier l'ordre des Cyclobranches (quant aux Chitons, ils sont maintenant placés dans un groupe tout à fait distinct). Cependant le caractère dominateur était tiré plutôt du *mode de protection* des branchies que de la forme même de ces organes; ainsi Cuvier ne semble attacher aucune importance au fait que les branchies sont monopectinées ou bipectinées. L'important pour lui, c'est que chez les Pectinibranches « la cavité respiratoire occupe le dernier tour de la coquille et s'ouvre par une grande solution de continuité entre le bord du manteau et le corps » (p. 116); au contraire, chez les Scutibranches, « les coquilles sont très ouvertes, sans opercule, et le plus grand nombre ne sont même aucunement turbinées, en sorte qu'elles couvrent ces animaux et surtout leurs branchies, comme le ferait un bouclier ».

Si les noms des groupes fondés par Cuvier ont longtemps persisté, plusieurs des animaux rassemblés par lui dans chacun d'eux n'ont pu y être maintenus : ainsi les Turbos et les Troques figurent avec les Vermets, les Scalaires, les Paludines, etc., en tête des Pectinibranches. On pourrait trouver d'autres exemples qui prouvent quelle importance exagérée Cuvier attribuait à la forme de la coquille. De Blainville (*7*) relève ces inexactitudes (p. 59), mais d'autre part félicite avec raison Cuvier d'avoir le premier séparé les Cyclostomes des Pulmonés pour les réunir aux Pectinibranches. On voit que c'était en somme la *forme de la cavité palléale* qui a été utilisée par Cuvier pour la classification des Gastéropodes.

Si nous voulons avoir une idée de ses opinions relativement à la *signification morphologique*, aux fonctions et à la struc-

ture de chacun des organes contenus dans cette cavité, il faut nous reporter aux Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, publiés à différentes époques et réunis en un volume en 1817. Parmi les Prosobranches, Cuvier examine la Janthine et la Phasianelle, la Paludine et le Turbo (dans ce genre il comprend les Littorines), le Buccin et de plus quelques Scutibranches, étudiés avec moins de détails. La fausse branchie filiforme des Paludines et des Littorines lui est restée inconnue. La fausse branchie bipectinée des Buccins est considérée comme une seconde branchie : « la respiration s'exécute, comme à l'ordinaire, par l'intermédiaire de l'eau et au moyen de branchies pectinées qui forment deux rangées de lames triangulaires, dont une grande et une petite » (Mém. sur les Buccins, p. 4). Une description sommaire très analogue est donnée pour le Sigaret et la Crépidule, pourvus également d'une fausse branchie bipectinée, mais plus réduite (Mém. sur l'Haliotide, le Sigaret, etc., p. 5 et 21). Poli et Delle Chiaje avaient déjà observé ce même organe dans un assez grand nombre de types, et ils lui attribuaient la même signification.

La glande à mucus attirait vivement l'attention du grand naturaliste, car ses fonctions demeuraient pour lui fort obscures. Il croyait en effet que le rein des Mollusques avait pour fonction de sécréter le mucus, considéré comme le produit essentiel de la désassimilation, et la pourpre, chez les animaux pourvus de cette substance. Le rôle mucipare étant ainsi dévolu au rein, Cuvier est fort embarrassé quand il veut déterminer la fonction de la glande à mucus. Parlant des feuillets muqueux si développés sur le plafond de la cavité palléale du Buccin, il s'exprime ainsi : « Il ne faut pas les confondre avec l'organe que j'ai appelé de la viscosité et qui est toujours près du cœur, d'un tissu tout différent et muni d'un canal excréteur. Cet organe existe indépendamment des feuillets... les feuillets sont toujours attachés au plafond de la cavité branchiale. Ils sont moins nombreux, moins élevés et surtout beaucoup moins délicats

que ceux des branchies. Leur tissu est d'apparence glanduleuse, et leurs intervalles sont remplis d'une quantité prodigieuse de mucus qu'ils paraissent sécréter... je soupçonne que ce sont eux qui produisent et façonnent les capsules plus ou moins compliquées dans lesquelles les œufs et les petits de plusieurs Gastéropodes à siphon sont logés pendant quelque temps. Cependant les mâles ont de tels feuillets aussi bien que les femelles, mais plus petits. En serait-il comme des mamelles des quadrupèdes, que les mâles ont aussi, quoiqu'elles ne leur servent point à donner du lait? » (Mém. sur le Buccin, p. 5.)

Ce qui précède contient à peu près toutes les connaissances que nous devons à Cuvier au sujet des organes palléaux. Pendant plusieurs années, les opinions du grand zoologiste ont, comme on sait, exercé sur l'esprit de ses successeurs une influence considérable. Nous allons en avoir une preuve en ce qui concerne les organes que nous étudions.

Ainsi DE FERUSSAC admet dans leur généralité les grandes divisions de Cuvier; cependant il crée, sous le nom de *Pulmonés à opercule*, un ordre nouveau pour les Cyclostomes et les Hélicines (on sait maintenant que ces dernières sont voisines des Scutibranches). Il n'étudie d'ailleurs pas à fond l'anatomie des animaux dont il s'occupe.

DE BLAINVILLE au contraire, cherchait à s'affranchir en tout de l'influence de Cuvier. Pour lui c'est l'ensemble de l'organisation qui doit servir de guide au malacologiste, et ce sont les caractères extérieurs qui doivent la traduire et fournir les caractères distinctifs; il dit avec beaucoup de raison (*l*, p. 198) : « Un caractère préférable (à celui du pied), parce que le plus ordinairement il concorde assez bien avec la forme de la coquille, se tire de la position symétrique ou non, et même de la structure des organes de la respiration. Mais malheureusement il faut une certaine habitude pour employer ce caractère avec avantage. » D'ailleurs, ni les divisions ni les termes proposés par de Blainville n'ont subsisté. La description qu'il donne des organes respiratoires (p. 125)

n'ajoute rien non plus à ce que nous avait appris Cuvier; la fausse branchie continue à être considérée comme une branchie accessoire.

Dans la célèbre relation que Quoy et Gaimard ont publiée en 1832 de leur voyage autour du monde sur l'*Astrolabe* de 1826 à 1829, et où sont décrites de nombreuses formes encore inconnues, on ne trouve sur l'anatomie des Prosobranches que des renseignements assez succincts. Il y a deux branchies : outre la branchie normale, il existe souvent un peigne plus réduit, à deux rangées de lamelles, ou bien un filet tremblé plus ou moins visible (*Littorina*, *Vermetus*); c'est le dernier terme de la réduction d'une branchie en train de disparaître. La cavité respiratoire est décrite en quelques mots. La sécrétion du mucus ou de la pourpre (*Purpura*) est attribuée au rein, et aussi à la glande à mucus (*Cassis*, *Terebra*, *Harpa*, *Mitra*).

On sait que c'est à la suite de ses belles recherches sur l'appareil circulatoire des Mollusques que H. Milne Edwards a été amené à établir pour les Gastéropodes une classification qui subsiste encore aujourd'hui dans ses grandes lignes (6). Se fondant sur les relations de l'appareil respiratoire avec le cœur, l'auteur distinguait les *Prosobranches*, les *Opisthobranches* et les *Pulmonés*. Les caractères de ces groupes sont trop connus pour qu'il soit utile de les rappeler ici. Je ferai seulement observer que dans l'ensemble des recherches d'H. Milne Edwards, c'est l'appareil circulatoire bien plus que l'appareil respiratoire qui préoccupe l'illustre anatomiste; il ne pouvait d'ailleurs guère en être autrement.

Les recherches de Moquin-Tandon, exposées en 1855 dans l'*Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, n'ont pas non plus fait beaucoup avancer nos connaissances sur les organes palléaux. Dans le chapitre consacré à l'appareil respiratoire, l'auteur distingue chez les Mollusques dits « Céphalés » trois sortes d'organes : la *poche pulmonaire*, la *poche pulmobranche*, et les *branchies*. Le pre-

mier type se trouve chez les animaux terrestres, y compris le *Cyclostome*, chez qui Moquin-Tandon découvre le premier une *branchie rudimentaire*. Le second caractérise les Limnéens ; il est assez mal défini. Les branchies se présentent sous quatre formes : les rides (Bithynie), les branchies proprement dites (Paludine), les lamelles (Nérite), le plumet (Valvée). Moquin-Tandon ne paraît pas avoir connu l'importance de la distinction en branchies monopectinées et bipectinées ; il décrit très inexactement la branchie de la Néritine et de la Valvée. Moquin-Tandon, n'ayant examiné que des animaux d'eau douce, n'a pas rencontré le type de fausse branchie bipectinée ; mais au moins chez le Cyclostome, la Paludine et la Bithynie, il devait avoir à étudier le type de fausse branchie filiforme. Or, cet organe a passé pour lui complètement inaperçu.

Je n'insiste pas sur les considérations taxonomiques et phylogénétiques qui remplissent tout un livre du Traité. Les relations que signale Moquin-Tandon n'ont aucune valeur, puisqu'il s'astreint à ne pas tenir compte des animaux marins, et d'autre part les dissections n'avaient pas été poussées assez loin pour bien des organes. Pour ces deux raisons ne devons-nous pas nous étonner de voir méconnue par l'auteur la séparation fondamentale des Pulmonés inoperculés d'avec les Prosobranches, et de voir les Hélicidés dériver, par l'intermédiaire des Limnées et des Cyclostomes, de formes telles que la Paludine et la Bithynie, et par suite, des Nérites et des Valvées.

L'année même où parut l'ouvrage de Moquin-Tandon (1855), un mémoire conçu dans un esprit tout différent attirait à juste titre l'attention des contemporains. TH. WILLIAMS (8) s'était proposé de décrire avec précision le mécanisme de la respiration chez les Invertébrés. Sans pousser plus loin que ses devanciers les études anatomiques proprement dites, il chercha le premier à se faire une idée de la *structure* des organes qu'il étudiait.

Pour ce qui concerne spécialement les Gastéropodes, l'au-

teur, dans un chapitre préliminaire, décrit la cavité palléale et la branchie en particulier dans un grand nombre de types; il insiste sur les différences morphologiques qui séparent les Gastéropodes des Lamellibranches (chez les premiers la région abdominale est absolument exclue de l'office respiratoire). Quant à la forme de la branchie, ses principales variétés sont signalées; la marche du courant d'eau dans la cavité palléale est également indiquée. On trouve de nombreux emprunts faits à ces descriptions, et un excellent résumé de cette première partie du mémoire dans les leçons d'Anatomie comparée de Milne-Edwards.

La seconde partie traite particulièrement de la *structure* des organes de la respiration. A ce point de vue, l'auteur croit trouver un terme de transition entre les Gastéropodes et les Lamellibranches, dans les Patelles, dont l'appareil respiratoire présente pour lui une importance considérable; je reviendrai sur ce point dans un chapitre spécial (IIIe partie, chap. III). Parmi les types examinés par Williams, je citerai les genres *Emarginula*, *Fissurella*, *Acmæa*, *Propilidium*, *Haliotis*. Puis l'auteur passe à une étude plus détaillée des *Pectinibranches*. Chez ces animaux, Williams constate que la plus grande unité règne au point de vue de l'appareil respiratoire dans toute l'étendue du groupe. Ce fait n'a rien d'étonnant, puisque le groupe a été fondé précédemment d'après le caractère de cet appareil. A cette époque, l'anatomie des Gastéropodes était encore insuffisamment connue, et les caractères extérieurs avaient frappé les premiers les zoologistes. Par suite Williams ne pouvait apprécier les différences qui séparent, au point de vue des organes internes, les animaux dont il s'occupe, ce qui l'entraîne à des erreurs singulières : il décrit (p. 35) les Trochidés comme Pectinibranches, sans voir que leur branchie est bipectinée et libre à sa pointe, et que la cavité palléale est en arrière divisée en deux par une cloison. Cependant il décrit exactement la branchie de la Phasianelle, qui présente avec celle des Troques les rapports les plus étroits. Au point de vue

de l'anatomie fine, ce qui frappe principalement l'auteur anglais, c'est la présence des « cartilages » qui règnent le long du bord afférent de chaque feuillet : « un appareil élastique d'une beauté et d'une perfection incomparable est réalisé dans des parties hyalines invisibles et mystérieuses ». Ces cartilages sont pour lui spéciaux aux Pectinibranches. Nous verrons que c'est une erreur et que tous les Scutibranches en sont pourvus.

Williams insiste beaucoup sur la présence des *plis transversaux* dans les feuillets branchiaux de certains Pectinibranches tels que la Littorine, et leur absence chez d'autre types tels que le Buccin. Il attache tant d'importance à ce caractère, qu'il le croit apte à servir de base à une division de l'appareil respiratoire, la Paludine formant un type de transition. En réalité, ces plis n'ont pas grand intérêt ; ils peuvent manquer ou être présents dans les formes les plus voisines. Williams décrit d'ailleurs ces plis d'une façon tout à fait inexacte. Il dit formellement qu'ils se trouvent en regard les uns des autres, de part et d'autre de la lamelle, comme des crêtes ou épaississements intéressant en même temps chacune des deux faces. La figure qu'il donne ne laisse aucun doute à cet égard. En réalité, le feuillet branchial est intéressé tout entier à la formation de chacun des plis, et à la saillie d'une face correspond une cavité pour la face opposée (fig. 45).

La circulation, pour Williams, se fait dans chaque feuillet au moyen d'un vaisseau afférent et d'un vaisseau efférent, communiquant vers la pointe de la lamelle, et réunis par des vaisseaux allant de l'un à l'autre. Ces derniers ont une disposition oblique, « pour empêcher une portion du sang, ayant un très long trajet à parcourir, de subir une aération excessive, tandis que le reste, près de la pointe, serait très peu oxygéné ». Cette conception du feuillet branchial, reproduite par tous les auteurs, est également inexacte.

Pour la glande à mucus, l'auteur croyait à l'existence d'un canal sécréteur et établissait une comparaison étroite entre la glande à mucus et une glande en grappe. La masse

entière des feuillets est composée de deux sortes d'éléments : 1° les *vésicules, en forme de vase de Florence, représentent les lobuli ou acini;* 2° la substance intermédiaire ou stromateuse et cellulaire qui remplit les espaces extérieurs aux vésicules (p. 252-253). A cette description est jointe une figure (8, pl. XI, fig. 8 B) représentant une glande en grappe parfaitement caractérisée. Que devient maintenant le contenu de ces acini? Il est déversé « dans un large canal excréteur, déchargeant son contenu dans le rectum et se résolvant en une série indéfinie de canaux, jusqu'à ce que les vases de Florence soient atteints. Cet appareil est en fait peu inférieur comme complexité à celui des glandes chez l'animal le plus élevé (p. 254.) » Or, en réalité, il n'existe ni acini ni canal sécréteur, et le mucus est formé simplement dans les éléments épithéliaux. L'auteur a vu au microscope les cellules arrondies, vésiculaires, volumineuses du tissu conjonctif : poussé par des idées de comparaisons avec les Vertébrés, il leur a imaginé des cols de sortie et les a pris pour les acini. Quant au prétendu canal, c'est l'une des lacunes sanguines, qui débouche, non pas dans le rectum, mais dans le sinus périrectal.

La description de la fausse branchie, appelée par Williams la *glande à couleur* (colour gland), contient des erreurs du même genre. L'auteur la décrit chez le Buccin comme « terminée postérieurement par une extrémité cæcale et *prolongée antérieurement par un tube ou conduit* qui voyage dans la membrane muqueuse de la voûte jusqu'à ce qu'elle arrive à l'extrémité du rectum, où elle a un orifice séparé ». Ici encore un sinus est pris pour un conduit glandulaire et il n'existe pas d'orifice. Dans l'épaisseur des feuillets, Williams a cru trouver des lobules excréteurs de formes spéciales, ce sont simplement des espaces interstitiels entre les trabécules conjonctives.

Ainsi la nature nerveuse de l'organe, qui nous paraît actuellement si évidente, avait complètement échappé à Williams. Il s'élève de même contre l'hypothèse que l'on soit ici

en présence d'une branchie rudimentaire; il prend vivement à partie le Dr Sharpey, qui, dans l'article *Cilia* de *Cyclopædia of anatomy and physiology*, s'était rallié à cette opinion, et les arguments qu'il présente à l'appui de ses propres idées sont tirés de l'examen microscopique, de la « minute structure » de l'organe.

Malgré ces erreurs, le travail de Williams présente un grand intérêt, puisque c'est la première tentative faite en vue d'élucider par des recherches histologiques les problèmes que la morphologie (au moins telle qu'elle était comprise à cette époque) semblait impuissante à résoudre. Ces premiers essais étaient cependant trop imparfaits pour marquer avec précision une période nouvelle. L'anatomie avait encore trop de progrès à faire pour que l'histologie pût intervenir d'une manière efficace. Les travaux en présence desquels nous nous trouvons maintenant sont d'ailleurs toujours conçus et exécutés sur le modèle de ceux de Cuvier.

Dans ses célèbres Leçons de physiologie et d'anatomie comparée, H. Milne-Edwards considère la voûte palléale comme formée par la soudure de deux lobes latéraux, se rejoignant sur la ligne médiane. Une tendance à cette disposition se rencontrerait déjà chez les *Goniodoris*, et les divers stades seraient marqués par les fentes longitudinales et les trous des Haliotides, des Émarginules, des Silicaires et des Fissurelles. La cloison qui sépare en deux la cavité branchiale chez les Phasianelles et aussi, d'une manière moins complète, chez les Turbos et les Troques, peut être aussi considérée comme formée par l'accolement des deux lobes en question prolongés au delà de leur point de jonction, et la branchie unique, bipectinée, de ces derniers animaux résulterait de l'union de deux branchies soudées dos à dos.

Cette théorie dans son ensemble est contredite par divers faits, entre autres par la présence de *deux* branchies *bipectinées* chez les Fissurelles et les Haliotides, tandis qu'il n'existe aucun Gastéropode muni de deux branchies *monopectinées*. La branchie unique bipectinée de Trochidés ne

peut évidemment pas être regardée comme résultant de la somme de deux branchies semblables à elle-même. D'autre part, chez les Valvées et les Tectures, existe une seule branchie bipectinée, sans trace de cloison palléale. Cette cloison, quand elle existe, est d'ailleurs horizontale au lieu d'être verticale et située dans le plan de symétrie. Enfin la disposition du système nerveux n'autorise pas non plus l'explication ingénieuse de H. MilneEdwards. Il est néanmoins très possible, comme nous le verrons par la suite, que le manteau des types inférieurs puisse être considéré comme formé de deux moitiés accolées ; la fente palléale des Haliotides et des jeunes Fissurelles semble le démontrer ; mais, à coup sûr, on ne peut considérer la cloison des Troques, qui est horizontale, comme séparant les deux moitiés droite et gauche de la cavité palléale, et l'on est amené aujourd'hui à admettre : 1° que dans les deux types à une seule branchie, celle qui manque (la droite) est avortée ; 2° que les branchies bipectinées sont phylogénétiquement antérieures aux branchies bipectinées. Nous donnerons des preuves nouvelles à l'appui de cette manière de voir.

Au sujet de la branchie, H. Milne-Edwards insiste sur les plis que peuvent présenter les lamelles et qui établissent pour lui la transition aux branchies des Oscabrions ; il décrit les branchies monopectinées et bipectinées, et pense que la réduction des lamelles chez la Bithynie mène au poumon des Pulmonés. La question est très complexe, et la conformation du poumon des Pulmonés n'est pas encore expliquée d'une façon définitive. (On sait que, pour Jhering, cet organe, au moins chez les Hélix, n'est qu'une dilatation du conduit efférent du rein.)

H. Milne-Edwards supposait, comme la plupart de ses prédécesseurs, que l'organe feuilleté qu'on voit à gauche de la branchie représente, réduite à un état plus ou moins rudimentaire, l'une des deux branchies des Parmophores et des Haliotides ; il fait remarquer que dans les Strombes, cette « branchie gauche est filiforme et tout à fait rudimentaire ».

Il rejette l'opinion émise par Williams, comme quoi cet organe serait de nature glandulaire.

On voit par tout ce qui précède combien, vers 1860, l'appareil respiratoire des Mollusques Prosobranches était encore mal connu. Cependant je n'ai point signalé les problèmes spéciaux qui s'agitaient relativement à des types difficiles à interpréter, comme l'Ampullaire, la Patelle, etc., et je n'ai point parlé non plus des rapports de l'appareil palléal avec le système nerveux, qui devait donner lieu plus tard à des recherches si intéressantes. Quant à l'histologie, elle ne pouvait encore préoccuper beaucoup les zoologistes.

On trouve peu de renseignements sur la structure histologique du manteau et de ses annexes dans le *Lehrbuch der Histologie* de Leydig (*12*) (1857). L'auteur considère à la fois tous les groupes de Mollusques, et s'occupe principalement de la formation de la coquille et de la présence des cils vibratiles. Ce même savant avait cependant publié en 1850 une monographie de la *Paludina vivipara* (*7*), où se trouvent des renseignements intéressants sur la branchie. Leydig constate, entre autres faits, la présence d'un cordon solide de nature conjonctive tout le long de chacun des feuillets, entre les deux vaisseaux marginaux. L'histologie des Invertébrés commençait donc à peine à attirer l'attention ; nous allons voir au contraire les études anatomiques prendre un degré de développement et de précision tout à fait remarquable.

§ 2. — Seconde période.

Dans la seconde période de l'histoire des organes palléaux, la plupart des progrès sont dus aux efforts de M. de Lacaze-Duthiers. A l'examen un peu superficiel de la conformation ou de la structure des organes, succède une étude patiente et minutieuse d'un animal déterminé, ou d'un organe nettement limité, examiné dans une courte série : les résultats deviennent bien plus certains et bien des erreurs sont redressées.

En se bornant à ce qui concerne les organes de la respiration, leur innervation complète est donnée chez l'Haliotide (*16*) pour les Diotocardes, chez le Vermet pour les Monotocardes (*17*). La glande à mucus est étudiée, sous le nom de *glande de la pourpre* (*15*), chez les Muricidés et la Pourpre : le savant professeur établit qu'il n'y a là qu'une surface sécrétante et pas de canal excréteur. Ainsi, au point de vue anatomique, la simplicité extrême de l'organe est reconnue. En ce qui concerne sa structure histologique, je dois avouer qu'il m'est impossible d'adhérer aux conclusions de l'éminent anatomiste (voir IVe partie, chap. I). La fausse branchie préoccupe vivement M. de Lacaze-Duthiers, qui le premier, dans sa monographie du Vermet, publiée en 1860 (*17*), soupçonne sa véritable nature. « Il existe, dit le savant professeur, un cordon blanchâtre, parallèle à la branchie, placé sur son côté interne quand le manteau est rabattu, ou, si l'on aime mieux, placé à gauche entre la branchie et le corps. »

« Quelle est la nature de ce cordon? Est-ce un ganglion nerveux, longitudinal? est-ce une seconde branchie? La seconde question paraît inutile, ou même absurde, dans le cas. Mais si l'on étudie les Pourpres, par exemple, on trouve de chaque côté de ce cordon des replis faciles à injecter, et l'on peut croire, dans l'exemple, à l'existence d'un second organe de la respiration. » Le Vermet ne présente qu'un cordon flexueux et onduleux. La question de savoir ce qu'est ce filet ne peut donc être résolue pour les premiers cas. « Mais ce qui certainement existe, c'est l'entrée de nombreux filets dans le cordon. En étudiant la Paludine, on verra que la disposition est toute semblable, et que la nature nerveuse, au moins en s'en tenant aux simples dissections, paraît probable; mais encore des études comparées mèneront seules à cette connaissance. »

Des travaux de M. de Lacaze-Duthiers, il faut rapprocher un court mais important mémoire de P. Bert, datant de la même époque (1862), et résumant des observations conduites

avec la même précision. P. Bert décrit avec soin le système nerveux de la *Patelle*, et il est amené, à propos des organes rudimentaires de cet animal, à des hypothèses de même nature que celles de M. de Lacaze sur la fausse branchie du Vermet, et aussi bien justifiées. On trouvera plus loin (II° partie, chap. VI, § 1) la citation du passage de P. Bert auquel je fais allusion (*18*).

De 1862 à 1880, aucun fait anatomique nouveau n'est signalé par les auteurs qui se sont intéressés à la question ; la plupart continuent à envisager la fausse branchie comme une branchie accessoire ou rudimentaire ; c'est l'opinion qu'on trouve énoncée dans le traité classique de *Bronn* et *Keferstein* : c'est aussi celle qu'adopte *Jhering* dans le travail dont nous allons maintenant nous occuper.

Jhering, dans son grand ouvrage sur le système nerveux des Mollusques (*36*, 1877), explique par des schémas (p. 145, fig. 8 et 9) comment la disposition des branchies donne des indications sur la phylogénie des Arthrocochlidés Prosobranches. Pour lui, « les formes où cette branchie est atrophiée dérivent de celles où elle est encore assez fortement développée. Cette conclusion est d'autant plus certaine, que l'opinion suivant laquelle cette branchie rudimentaire serait un organe en progression (*Werdendes*) doit être rejetée avec certitude complète, car les branchies consistent toujours, dans leur forme la plus simple, en simples replis du corps (*Haut-Duplicaturen*) qui augmentent la surface respiratoire : mais ici ce rudiment branchial est tout droit et forme un simple cordon *conjonctif* (?) impropre à la respiration, et qui représente sûrement l'appareil médian de soutien de cette branche ». Il est clair que si le cordon en question n'est pas conjonctif, mais nerveux, toute l'argumentation s'écroule. Jhering aurait dû prévoir l'objection, puisque M. de Lacaze-Duthiers l'avait déjà présentée : l'auteur allemand ne se préoccupe nulle part de l'assertion du professeur français.

Un peu plus loin, il cite avec raison, comme faisant à ce point de vue la transition entre les deux groupes (Diotocardes

et Monotocardes), la famille des Trochidés; mais les raisons qu'il donne sont singulières. Après avoir décrit exactement la branchie normale et la membrane horizontale qui, dans toute la partie postérieure de la branchie, sert de support branchial, il poursuit : « La branchie primaire gauche, qui n'a subi aucune tranposition, est devenue très rudimentaire, mais naturellement reste bipectinée. » Or, chez les Trochidés, cette branchie rudimentaire n'existe en aucune façon : elle a complètement disparu. Ni Spengel, ni B. Haller, ni Bouvier, ni moi, n'avons pu en retrouver la moindre trace. C'est évidemment la glande à mucus que Jhering a prise pour une branchie. Or, chez l'Haliotide, elle est bien plus développée et coexiste avec les deux branchies. La méprise de Jhering est inexplicable.

Plus loin encore il cite, parmi les Orthoneures pourvus de branchie pectinée, les Nérites, les Ampullaires et les Valvées. Or, les premières sont nettement des Diotocardes; chez les secondes, la prétendue branchie bipectinée est un organe de Spengel; la Valvée seule fait réellement exception dans ce groupe. Tout ce qui suit (p. 147), relativement aux connexions des branchies avec le cœur, est incomplètement observé.

Je suis convaincu, comme Jhering, que les Pectinibranches dérivent des Scutibranches; Spengel, B. Haller et Bouvier l'admettent également; mais je ne puis considérer comme exactes les preuves que Jhering tire de la comparaison des branchies. Quant à la phylogénie des Monotocardes, elle doit être, à mon avis, précisément inverse de celle que propose l'anatomiste allemand; l'étude de la fausse branchie nous le démontrera (voir II[e] partie, chapitre IV et conclusions générales).

C'est le système nerveux bien plus que l'appareil respiratoire qui est utilisé par Jhering pour la classification et la phylogénie. Il considère les Prosobranches comme dérivant directement des Annélides, et établit pour eux un phylum distinct, celui des Arthrocochlidés. Ceux-ci se divisent en

Chiastoneures et *Orthoneures*, les premiers comprenant à peu près les Diotocardes et les Ténioglosses holostomes, les derniers tous les autres Prosobranches. Quant aux Pulmonés et aux Opisthobranches, ils ne sauraient nullement, pour Jhering, être rapprochés des Prosobranches : ils sont issus des Vers plats, et constituent le phylum des Platycochlidés, qui comprend aussi les Ptéropodes et les Céphalopodes.

Le succès du mémoire de Jhering fut considérable, mais les critiques ne se firent pas attendre : M. de Lacaze-Duthiers, en particulier, n'a cessé de s'élever contre les idées phylogénétiques de Jehring, qu'il déclare, avec raison, contraires aux données morphologiques les plus certaines que nous possédions sur ces animaux.

Deux ans après la publication du mémoire de Jhering, en 1879, Hermann Fol (*70*), dans son mémoire sur le développement des Gastéropodes pulmonés, émet pour la première fois, au sujet de l'organe qui nous occupe, une opinion que l'on s'accorde généralement à considérer aujourd'hui comme la plus rationnelle. Il ne fait pas allusion à la fausse branchie bipectinée, mais, prenant pour terme de comparaison l'organe découvert par M. de Lacaze-Duthiers chez les Pulmonés, il le compare à des organes ciliés qu'on trouve à l'entrée de la cavité palléale des Ptéropodes et des Hétéropodes, et au bourrelet dessiné par M. de Lacaze-Duthiers chez le Cyclostome (*29*, pl. III, fig. 8). « Dans tous les cas, la position et l'innervation sont les mêmes : seulement, nous avons affaire à un bourrelet vibratile richement innervé, tandis que chez les Pulmonés aquatiques il s'agit d'une fossette également bien fournie de terminaisons nerveuses... Il s'agit donc ici, selon moi, d'un organe extrêmement répandu chez les Gastéropodes, et qui peut varier de forme, mais présente partout la même connexion et la même innervation (p. 167). »

Il est intéressant de rapprocher cette assertion de H. Fol de celle qu'avait émise, vingt ans auparavant, M. de Lacaze-Duthiers, au sujet de la fausse branchie des Pectinibran-

ches. Les deux savants expriment d'ailleurs une simple opinion; les preuves ne sont pas encore fournies. Mais on voit que, dès maintenant, le rapprochement des organes en question dans toute la série des Gastéropodes est proposé. Il est utile de le faire remarquer, car c'est précisément ce rapprochement qui fait l'objet principal du mémoire important de Spengel, dont nous allons nous occuper maintenant.

§ 3. — Troisième période.

La *troisième période* est caractérisée par deux faits importants : la publication du travail de Spengel en 1881, et les tendances de plus en plus marquées qui se manifestent en Allemagne vers des recherches histologiques précises. Le retentissement du mémoire de Spengel « sur l'organe olfactif et le système nerveux des Mollusques (*13*) » a été au moins aussi grand que celui du grand ouvrage de Jhering, et il devait nécessairement en être ainsi, quoique le nombre de faits anatomiques nouveaux signalés par l'auteur fût en définitive assez restreint ; mais Spengel redressait les erreurs anatomiques et taxonomiques de Jhering et présentait des hypothèses intéressantes pour expliquer la torsion des Prosobranches ; de plus, il développait cette idée de l'homologie de la fausse branchie avec une série d'organes encore problématiques, et retrouvait chez tous les Mollusques un organe sensoriel auquel il attribuait, assez arbitrairement d'ailleurs, la *fonction olfactive*. La *structure* de cet organe était invoquée au même titre que la morphologie comparée pour la détermination de sa nature, de sorte que, même dans ces recherches, surtout anatomiques, l'histologie commence à jouer un rôle important.

L'auteur passe en revue la topographie des parties essentielles du système nerveux dans les différents groupes ; dans ses descriptions succinctes il résume les travaux antérieurs, ou ses propres recherches, et dès le début il arrive à des résultats très différents de ceux de Jhering :

« Chez les Orthoneures (de Jhering) il existe, comme chez

les Chiastoneures, une commissure viscérale en forme de 8. » La symétrie bilatérale que Jhering avait cru trouver dans les Orthoneures, n'existe pas en réalité. Le connectif qui, chez ces animaux, réunit le ganglion pleural droit au ganglion subintestinal (1) n'est pas pour Spengel la véritable commissure viscérale ; il n'en est qu'une racine secondaire, surajoutée ; de sorte que les Orthoneures de Jhering (Zygoneures) dériveraient avec la plus grande facilité des Chiastoneures. Ceux-ci, par les Anisobranches (Trochidés, etc.), viendraient des Zeugobranches (Haliotidés, Fissurellidés) où la symétrie bilatérale, que Spengel considère comme primordiale, apparaît avec la plus grande netteté. Telles sont les idées phylogénétiques de Spengel ; quoique prêtant à diverses critiques, elles sont à coup sûr beaucoup plus vraisemblables que celles de Jhering.

Je n'insiste pas sur la partie du mémoire de Spengel où sont développées les vues par lesquelles le savant zoologiste interprète la torsion des Prosobranches. Je passe aussi à dessein sur la question de l'*épipodium*, qui est encore aujourd'hui l'objet de vives discussions entre M. de Lacaze-Duthiers et ses élèves d'une part, et M. Pelseneer, Bela Haller et Spengel lui-même de l'autre.

La partie du travail qui, pour nous, présente le plus grand intérêt, est l'étude de l'organe indéterminé que Spengel appelle l'*organe olfactif*, et auquel, depuis 1881, la plupart des zoologistes ont donné, à juste titre, le nom du savant allemand. Spengel rend pleine justice à M. de Lacaze-Duthiers qui, le premier, a émis sur ce point une opinion exacte. Il fait remarquer que chez les Pectinibranches l'organe en question est toujours relié par un nerf volumineux au ganglion supra-intestinal : il l'a décrit succinctement chez l'Haliotide, la Fissurelle, les Trochidés, puis chez quelques Pectinibranches. Partout il trouve un long et puissant cordon ganglionnaire, à filaments accompagnés de cellules nerveuses,

(1) Connectif de la *Zygoneurie* de Bouvier.

et au-dessus un haut épithélium où l'on voit entrer les filaments nerveux. L'histologie de l'organe n'est pas poussée plus loin.

Les objections se présentent immédiatement à l'esprit du lecteur : tout d'abord les figures présentées soit pour la morphologie extérieure, soit comme preuves à l'appui de l'entrée du nerf dans l'épithélium sont tellement insuffisantes (surtout en présence d'une description réduite à quelques mots), que divers zoologistes ont pu, sans parti pris, mettre en doute les observations de l'anatomiste allemand, observations exactes d'ailleurs en général, je me hâte de le déclarer. D'autre part, si l'homologie de l'organe dit olfactif chez différents *Pectinibranches* est démontrée avec évidence, il resterait à démontrer que *chez les Scutibranches* « la masse piriforme (ganglionnaire) terminée en avant par un filet à la base de la branchie » est bien l'homologue de la *fausse branchie* des Prosobranches à une seule oreillette, ou, en d'autres termes, que le ganglion branchial de Lacaze-Duthiers (*Haliotis*) représente dans ce groupe la fausse branchie bipectinée ou filiforme. Or cette question que Spengel ne discute pas me semble *a priori* pouvoir être résolue de diverses façons.

Si en effet la partie ganglionnaire de cet organe (ganglion branchial de M. de Lacaze-Duthiers chez l'Haliotide) représente le ganglion olfactif, par quoi seront représentés, chez les mêmes animaux, les ganglions *supra-intestinal* et *sub-intestinal*? Faudra-t-il admettre qu'ils sont soudés en une seule masse avec les ganglions pleuraux et pédieux? Faut-il croire au contraire que ce sont précisément ces ganglions supra et sub-intestinal qui envoient des filets à l'épithélium? Si ce fait est exact, ces ganglions ne peuvent être l'homologue de la fausse branchie, puisque les mêmes ganglions sont déjà représentés ailleurs chez les Monotocardes; alors l'organe de Spengel n'aurait plus la même valeur morphologique dans tous les groupes. Dans une troisième hypothèse, le ganglion des Diotocardes serait l'un des ganglions com-

missuraux, et l'organe olfactif serait alors réduit à un *nerf*, avec l'épithélium adjacent. Y a-t-il des cas chez les Monotocardes où l'organe olfactif est ainsi représenté par un simple nerf? Spengel ne le dit pas. Il n'indique pas en somme comment on peut passer du type des Monotocardes à celui des Diotocardes. En somme, comme nous allons le démontrer prochainement, la question est bien loin d'être aussi compliquée qu'elle le paraît. La confusion qui règne actuellement dans la question vient de ce que les zoologistes ont cherché à appliquer aux types inférieurs des Prosobranches la terminologie créée pour les types supérieurs, au lieu d'étudier les différenciations progressives.

Le reproche le plus grave qu'on puisse adresser à Spengel, c'est d'admettre *a priori* que les ganglions qu'il signale sont des organes olfactifs, sans se préoccuper de savoir si les nerfs qu'ils envoient aux organes voisins n'auraient pas une importance plus grande que les filets qui passent à l'épithélium. D'ailleurs la principale preuve histologique, la présence de terminaisons neuro-épithéliales, manque entièrement. Si l'on passe maintenant des Prosobranches aux Hétéropodes, aux Pulmonés et aux Opisthobranches, on se trouve en présence de difficultés analogues, et même d'un véritable cercle vicieux. Les recherches histologiques de Spengel ou de ses prédécesseurs ne suffisent pas pour établir que l'organe dit olfactif soit un organe sensoriel, et d'autre part les considérations morphologiques par suite desquelles il établit l'homologie toujours si délicate des ganglions, dans des groupes forts différents, supposent établie l'identité de l'organe olfactif dans toute la série.

En admettant même que le passage du nerf dans l'épithélium soit un fait démontré et constant pour tous les cas où l'organe olfactif est le plus évident morphologiquement, il faudrait encore voir s'il n'existe pas le long du manteau d'autres régions où ce même passage se représente : s'il en était ainsi, la valeur de cette disposition histologique pour la détermination morphologique de l'organe serait singuliè-

rement diminuée ; c'est ce qui a lieu en réalité. J'ajouterai enfin que, au point de vue de ses fonctions, cet organe me semble *a priori* devoir être l'objet de recherches d'une toute autre nature : l'histologie pourra bien nous montrer s'il est en réalité sensoriel ; mais toute assertion sur son rôle spécial n'a que la valeur d'une hypothèse plus ou moins probable. Le nom d'*olfactif* que Spengel lui attribue, me semble donc un peu prématuré, tant que la physiologie ne sera pas intervenue.

On voit, par ce qui précède, que je m'associe dans une certaine mesure aux critiques qui ont été adressées au mémoire de Spengel. Mais il serait injuste de méconnaître l'importance considérable prise à juste titre par ce travail dès son apparition. Plusieurs des assertions de Spengel se sont trouvées vérifiées (1) ; le grand travail de Bouvier a d'ailleurs contribué à éclaircir la question de la fausse branchie dans le sens indiqué par Spengel ; les conclusions auxquelles je suis moi-même arrivé, confirment en partie les vues ingénieuses, quoique un peu prématurées, et surtout un peu incomplètes à mon avis, du savant anatomiste allemand.

Depuis la publication du travail de Spengel, deux courants opposés se manifestent : la plupart des zoologistes admettent comme exactes les observations du savant allemand, et considèrent la fausse branchie, le ganglion olfactif, l'organe de Lacaze-Duthiers, etc., comme des formations homologues, à fonctions olfactives. Dans les ouvrages classiques de Claus, de C. Vogt, dans les mémoires de B. Haller (*52*), de Vayssière (*71*), de Bouvier (*61*), de Garnault (*63*), les conclusions de Spengel sont acceptées, au moins en partie ; dans les deux derniers mémoires, des arguments nouveaux en leur faveur sont présentés. Mais l'unanimité est loin d'être réalisée ; MM. Wegmann (*55*), Boutan (*56*), Fischer (*78*), émettent des doutes sur la nature sensorielle de l'organe. M. Bouvier lui-même, qui admet comme probable ce

(1) Notamment celle qui consiste à attribuer à tous les Pectinibranches une commissure viscérale tordue.

rôle de la fausse branchie, diffère notablement d'opinion avec Spengel sur la signification morphologique du ganglion branchial. Enfin Jhering proteste vivement contre une théorie qui aurait pour effet « de rapprocher des animaux aussi différents que les Annélides et les Myriapodes ». Passons rapidement en revue ces divers travaux.

Tout récemment deux monographies nouvelles ont été publiées sur les Prosobranches : celle de l'Haliotide par M. Wegmann (55) (1884) et celle de la Fissurelle par M. Boutan (56) (1886). Ces deux zoologistes ont été assez loin dans l'étude des organes palléaux; mais ils ne peuvent se prononcer au sujet de l'organe de Spengel. M. Wegmann croit y voir des feuillets empâtés dans le tissu conjonctif, figurant une branchie rudimentaire, qui représenterait morphologiquement une branchie d'Acéphale avortée. M. Boutan laisse la question dans le doute. Je discuterai avec soin les opinions émises par ces deux auteurs.

L'organe de Spengel est au contraire étudié avec un grand soin par M. Garnault (63) dans le *Cyclostoma elegans* et les terminaisons nerveuses y sont reconnues et décrites exactement. Mais la différenciation de l'organe est trop peu avancée dans le cas du Cyclostome pour que les résultats obtenus par M. Garnault puissent suffire à combler la lacune importante sur laquelle tant de zoologistes ont appelé l'attention.

Si incomplètes qu'elles soient, nos connaissances sur les organes palléaux ont continué à être utilisées pour la classification des Prosobranches. Tout récemment Ray Lankester (19 *bis*) a désigné sous le nom général de *Ctenidium* la branchie primitive de tous les Mollusques : c'est, dit-il, un axe contenant un vaisseau afférent et un vaisseau efférent et portant sur chacun de ses côtés une série de lamelles vasculaires. Cet organe peut demeurer libre sur toute sa longueur, ou être soudé entièrement ou partiellement au manteau. L'organe de Spengel est appelé *Osphradium*. C'est un paquet d'épithélium cilié situé à la base de la branchie,

en connection avec un nerf dérivé de l'un des ganglions viscéraux ou de la chaîne viscérale. Il se rencontre dans tous les groupes de Mollusques excepté chez les Scaphopodes. Récemment Ray Lankester et Bourne l'ont retrouvé chez le Nautile, où il est représenté par une papille. Cette papille n'existe pas chez le Poulpe.

Ces deux organes, l'osphradium et le ctenidium, jouent pour l'anatomiste anglais un grand rôle dans la classification des Gastéropodes *Streptoneures* (Prosobranches). Ceux-ci sont divisés immédiatement en deux groupes.

1° Les *Zygobranches*, possédant *deux* ctenidia et *deux* osphradia persistants ou avortés. Ce sont les Haliotidés, Fissurellidés et Patellidés.

2° Les *Azygobranches*, ne possédant qu'*un* ctenidium et *un* osphradium. Ils comprennent les *Natantia* (Hétéropodes) et les *Reptantia* qui sont tous les autres Prosobranches. Ceux-ci se classent aussi d'après les organes de la respiration en *Holochlamyda* (Holostomes), *Pneumochlamyda* (Cyclostomidés), *Siphonochlamida* (Siphonostomes).

Malgré l'autorité du savant naturaliste anglais je ne puis accepter la classification qu'il présente et donner à l'appareil respiratoire une importance taxonomique aussi prépondérante; les caractères accessoires proposés par l'auteur comme servant à caractériser les groupes proposés ne me paraissent pas non plus bien concluants. Séparer les Trochidés des autres Diotocardes me semble tout à fait impossible; la division ancienne en Holostomes et Siphonostomes ne tient pas non plus grand compte de l'ensemble de l'organisation. Je suis à ce point de vue tout à fait de l'avis de Bouvier (*loc. cit.*, pag. 468) et je pense que la présence ou l'absence du siphon ne doivent intervenir que pour diviser les Ténioglosses.

En même temps que la précision anatomique continue à être recherchée de plus en plus par les savants de toutes les écoles, chacun sent de plus la nécessité d'entrer résolument dans la voie histologique. Les travaux déjà anciens de Leydig

et ceux plus récents de W. Flemming avaient inauguré en Allemagne une série de recherches du plus haut intérêt sur l'histologie des Mollusques. Les noms de Brock (46), Kollmann (37), Posner (38), Simroth (34), Sarasin (50), Sochacsewer (42), Carrière (44), Drost (59), Rawitz (66) doivent être cités parmi ceux des auteurs qui ont le plus contribué à nous faire connaître les tissus des Acéphales et des Pulmonés.

Cependant les Prosobranches continuent à être relativement très négligés à ce point de vue. B. Haller seul s'est préoccupé d'analyser les éléments des Rhipidoglosses (52, 58). Il a décrit la structure des ganglions et des nerfs, des organes gustatifs et des organes latéraux. Certains points nous arrêteront particulièrement; mais je me hâte de dire que, abstraction faite de quelques points relevés immédiatement en 1887, notamment par Nansen (60), les recherches histologiques de B. Haller m'ont paru à l'abri des graves critiques qu'on a fréquemment adressées à ses travaux d'anatomie. Mais cet auteur n'a pas examiné l'organe de Spengel, au point de vue histologique : il conteste cependant absolument la conclusion générale de Spengel relative à l'organe olfactif et se refuse à voir dans le ganglion situé à la base de la branchie autre chose qu'un ganglion *branchial*.

L'un des zoologistes qui me paraissent avoir le mieux compris la structure des *feuillets branchiaux* est Osborn (54), qui a publié récemment (1884) à ce sujet deux notes importantes. Il a étudié quelques types assez variés tels que *Chiton*, *Fissurella*, *Fulgur*, *Fusus*, *Littorina*, *Sigaretus*, *Nassa*, *Crepidula*. Il reconnaît que l'épaississement cartilagineux est constitué aux dépens de la membrane basale ; il ne décrit pas de capillaires; mais il a trouvé dans certains cas un cordon conjonctif séparant le vaisseau afférent du vaisseau efférent. Plus récemment, Osborn a décrit brièvement l'organe de Spengel (osphradium) dans la *Crepidula fornicata* (64). Il constate l'existence d'un nerf au centre de l'organe : les feuillets sont couverts d'épithélium pigmenté.

L'auteur ne s'explique pas sur les espaces sanguins et les terminaisons nerveuses.

Nous arrivons enfin à l'un des travaux les plus importants qui aient été publiés sur les Mollusques, au mémoire de M. Bouvier sur le « Système nerveux, la morphologie générale, et la classification des Gastéropodes Prosobranches » (*61*). Dans les longues et minutieuses recherches qu'il a fait porter sur plus de 70 genres, l'auteur ne s'est pas contenté de disséquer avec le plus grand soin le système nerveux de ces animaux et d'en tirer de nombreuses conclusions morphologiques et taxonomiques ; il a de plus indiqué un grand nombre de particularités anatomiques relatives aux différents appareils des animaux les plus intéressants. Le manteau et ses dépendances n'ont pas été négligés, au moins quant à leur morphologie extérieure.

Comme j'aurai à faire fréquemment allusion à ce travail, et comme d'autre part je me propose de suivre, au moins en partie, la classification proposée par Bouvier, je ne puis me dispenser d'indiquer les grandes coupures qu'il a été amené à établir dans le groupe de Prosobranches. Ces coupures ont pour point de départ la comparaison de l'ensemble des organes ; en d'autres termes, s'appuyant sur ses propres recherches et sur celles de ses prédécesseurs, M. Bouvier a cherché à donner une *classification naturelle*. Cependant le système nerveux est pour lui « le caractère dominateur par excellence ». A un très petit nombre d'exceptions près (Neritidés et Hélicinidés), tous les Prosobranches sont *Chiastoneures*, comme l'avait déjà établi Spengel. Les modifications dans les dispositions des centres nerveux sont lentes et progressives et l'on trouve tous les degrés entre les types extrêmes.

Les *branchies* fournissent des caractères de deuxième ordre ; elles correspondent par leur forme à des modifications organiques : « les Prosobranches à branchies bipectinées ont en général un cœur à 2 oreillettes et à ventricule traversé par le rectum, un système nerveux à cordons palléo-pédieux

scalariformes, un épipodium, une radule à dents très nombreuses, etc. » Les animaux présentant ces caractères sont rangés dans le groupe des *Aspidobranches* ou *Diotocardes*. Les autres sont les *Pectinibranches* ou *Monotocardes*. On voit que Bouvier reprend pour désigner les grandes divisions des Prosobranches des noms déjà employés par Cuvier et Mörch; mais il les emploie dans un sens un peu différent. Pour lui, les Prosobranches doivent être divisés en deux sous-ordres seulement; chacun de ces grands groupes comprend des séries distinctes, mais qui présentent entre elles de nombreuses ressemblances de détail.

Pour déterminer les coupures de second ordre qui doivent être distinguées chez les Diotocardes comme chez les Monotocardes, M. Bouvier fait intervenir le *siphon*, la *fausse branchie*, le *mufle et la radule;* on ne peut établir à ce sujet de subordination rigoureuse entre les différents caractères : tel organe, la radule par exemple, « peut garder une homogénéité frappante dans toute l'étendue d'un groupe naturel, et devenir fort différente quand on passe d'un groupe à l'autre ». L'avis de l'auteur est qu'il faut, pour établir des groupes aussi nettement limités que possible, choisir les caractères qui présentent les sauts les plus brusques, s'ils sont suffisamment en accord avec les autres caractères : la *branchie*, le cœur et la radule sont dans ce cas.

Pour établir les groupes de troisième ordre, il faut s'adresser à l'ensemble des organes et on s'aperçoit alors qu'on doit établir « plusieurs séries pouvant se rattacher d'ailleurs les unes aux autres par des termes communs ».

Je ne puis entrer ici dans le détail des résultats auxquels ces considérations ont conduit M. Bouvier. Dans la partie spéciale de mes recherches sur la fausse branchie, je reviendrai sur la classification proposée par M. Bouvier et je discuterai la valeur des séries qu'il propose : je me hâte de dire que, au moins pour les Ténioglosses, la plupart me semblent justifiées.

Si M. Bouvier s'est appliqué à préciser autant que possi-

ble les principes de la classification des Prosobranches et à réunir les divisions généralement admises en groupes nettement délimités, il s'est attaché d'autre part à suivre pas à pas les transformations qu'avaient subies les divers organes depuis les types les plus primitifs ; et à mettre en lumière la continuité des formes dans tous les cas où elle existe effectivement. Ses recherches sur le manteau et ses annexes présentent à cet égard un grand intérêt.

1° Chez presque tous les Diotocardes et chez beaucoup de Ténioglosses (Proboscidifères holostomes), il existe dans le manteau, de chaque côté de l'animal, une anastomose nerveuse mettant en relation deux nerfs palléaux parallèles ; l'anastomose droite, par exemple, met en relation le nerf issu du ganglion palléal droit avec un nerf issu du ganglion sous-intestinal, situé sur la branche gauche de la commissure viscérale. M. de Lacaze-Duthiers avait depuis longtemps découvert du côté gauche ces anastomoses dans l'Haliotide. M. Bouvier démontre qu'elles existent toujours, mais que dans certains cas elles se rapprochent du corps, tantôt d'un côté tantôt de l'autre, de sorte que les nerfs palléaux arrivent à se rencontrer de plus en plus près des ganglions. Enfin, dans le cas extrême, les deux ganglions voisins sont reliés directement par un connectif et le système nerveux est dit *zygoneure*. La famille des Cérithidés présente tous les cas de transition dont nous venons de parler. La zygoneurie s'établit presque toujours du côté droit : à gauche elle est beaucoup plus rare et présente moins d'importance ; ajoutons qu'elle est constante chez les Siphonostomes et les Sténoglosses.

L'étude attentive de l'innervation du manteau a donc permis à Bouvier d'établir un fait anatomique entièrement inconnu, et des plus intéressants, puisqu'il explique clairement la disposition du système nerveux chez les Prosobranches les plus élevés, et met en lumière les transitions graduelles qui relient les différents types dans l'ensemble de l'ordre des Prosobranches.

2° Au sujet des autres résultats qui présentent pour ce

travail un intérêt spécial, nous ne pouvons faire mieux que de citer quelques lignes du résumé présenté par Bouvier à la fin de ses recherches :

« Chez les types les plus primitifs, la partie antérieure du manteau est innervée presque symétriquement et presque uniquement par les ganglions palléaux ; si les organes palléaux de droite font défaut, le ganglion sous-intestinal n'existera pas. Chez les Monotocardes l'innervation du manteau devient de plus en plus asymétrique à mesure qu'on s'élève dans le groupe des Ténioglosses. L'innervation de la branchie se fait aux dépens du ganglion sus-intestinal et de la branche sus-intestinale de la commissure viscérale, quand la branchie est à gauche. Le ganglion sus-intestinal innerve également la fausse branchie droite et envoie toujours des rameaux au manteau; mais le siphon est toujours essentiellement innervé par le ganglion palléal gauche. A droite le ganglion sous-intestinal innerve toujours la branchie et la fausse branchie quand elles existent, en même temps qu'une partie du manteau. »

3° Au sujet de la *fausse branchie* il est indispensable pour bien comprendre les combinaisons de M. Bouvier, de se rappeler qu'il n'admet pas comme Spengel que le ganglion situé à la base de la branchie des Diotocardes (g. branchial de Lacaze, ou g. olfactif de Spengel) soit autre chose que le ganglion sus-intestinal. Par suite, il appelle fausse branchie chez les Diotocardes, seulement la bande d'épithélium qui s'étend le long du support branchial, et dit que chez eux la fausse branchie est filiforme (p. 37 et 409) ; ne faisant pas de recherches histologiques, il s'en rapporte d'ailleurs aux résultats de Spengel. Des observations nouvelles d'un grand intérêt sont présentées pour les Ténioglosses ; M. Bouvier trouve, dans l'étendue d'une même famille, celle des Cérithidés toutes les transitions entre les fausses branchies linéaires et les fausses branchies bipectinées. D'autres familles présentent encore des formes de passage : tels sont les différents types de la longue série des Turritellidés, des Chénopidés,

et des Strombidés. Des observations de cette nature, quoique faciles à faire, n'avaient pas été réalisées, parce qu'on s'était peu occupé des Prosobranches exotiques. Elles ont permis à M. Bouvier d'appliquer les variations morphologiques de cet organe à la détermination des affinités des genres et des familles (p. 411). Je ne puis qu'approuver les conclusions de l'habile anatomiste, et j'aurai l'occasion d'appliquer les mêmes principes à des cas qu'il n'a pas étudiés.

Le but de nos recherches n'était pas de contrôler celles de M. Bouvier, même à propos des points communs aux sujets de nos deux travaux : ayant travaillé au même laboratoire que lui et dans le même esprit, j'ai pensé qu'il y avait intérêt plutôt à acquérir de nouvelles données qu'à vérifier celles qu'il a établies sur les bases les plus solides ; néanmoins pendant plusieurs années, j'ai eu l'occasion de disséquer un assez grand nombre des types examinés par lui et j'ai pu constater l'exactitude de quelques-unes de ses assertions les plus importantes. Partout j'ai retrouvé la commissure palléale à laquelle il attache tant d'importance : j'ai vérifié de plus qu'on pouvait souvent mettre en évidence avec la plus grande facilité, la branche de la commissure viscérale qui unit le ganglion sus-intestinal au ganglion viscéral, branche qui avait échappé à Jhering dans des animaux tels que les Tritons et les Ranelles où elle atteint cependant des dimensions considérables. Les résultats de M. Bouvier concernant la chiastoneurie générale des Prosobranches ne me semblent donc pas discutables. Je ne reviendrai plus sur ce sujet, et je ne m'occuperai du système nerveux que pour des animaux qui n'ont pas été complètement décrits par M. Bouvier (certains Cyclophoridés, Valvatidés, Tecturidés).

Je me propose de suivre dans ce travail la classification de M. Bouvier, au moins dans ses traits généraux ; mais, comme on va le voir dans les chapitres suivants, l'admission de quelques-unes de ses divisions nous causerait des difficultés réelles, et certains groupes ne me semblent pas

devoir être maintenus : ainsi je ne puis accepter la division en *Zygobranches* et *Azygobranches*, proposée déjà par Spengel, ni employer pour les Haliotidés et les Fissurellidés seuls le terme de Rhipidoglosses, qu'on applique généralement au groupe entier (moins les Patellidés).

M. R. Perrier vient de montrer (67) que, au point de vue du rein et du cœur, les Patellidés doivent être mis tous à part : il en fait le sous-ordre des *Hétérocardes*. Dans les Diotocardes, il fait un groupe spécial pour les Fissurellidés dont les deux reins sont semblables (*Homonéphridés*) et réunit les autres familles sous le nom d'*Hétéronéphridés*. L'étude qui va suivre ne fournissant pas d'arguments contre ce système de classification, je me suis décidé à l'adopter dans ce travail ; je ne reproduis pas ici le tableau de cette classification, on le trouvera dans le mémoire de M. Perrier (*Ann. Sc. nat.* 7e série, t. VIII).

Résumé de l'historique général. But de ces recherches. — Si nous cherchons à nous rendre compte de l'état actuel de nos connaissances relativement aux organes palléaux, nous avons à tenir compte des résultats morphologiques et des résultats histologiques.

1° Au point de vue *morphologique* nous connaissons avec une grande exactitude la forme et la position de la branchie dans un grand nombre de types. Pour la fausse branchie et la glande à mucus, il reste encore quelques lacunes.

L'*innervation* des organes palléaux est également étudiée avec une grande précision. Cependant un point reste obscur. Le ganglion qui se trouve à la base des branchies des Diotocardes est considéré par M. de Lacaze-Duthiers et ses élèves et par B. Haller simplement comme un ganglion *branchial* : par Spengel comme un ganglion *olfactif*, homologue de celui qui existe au centre des fausses branchies bipectinées, par Bouvier comme l'homologue de l'un des ganglions *commissuraux*. La distribution des nerfs issus de ce ganglion, telle que la décrit B. Haller, est contestée par Bouvier. En un mot, quelle est sa signification morphologique? Je

chercherai à élucider autant que possible cette question délicate.

L'*appareil circulatoire* du manteau n'a pas été étudié dans son ensemble. Dans les monographies du Vermet, de l'Haliotis, de la Fissurelle, dans le mémoire sur la Pourpre, le système sanguin de ces animaux a été décrit avec soin, mais nous ne savons pas s'il existe, d'une manière générale, des vaisseaux importants, à connexions constantes. En particulier la comparaison des Diotocardes et des Monotocardes mérite d'être faite à ce point de vue. M. Bouvier va présenter prochainement des observations nouvelles au sujet du système artériel. Je m'occuperai principalement du système veineux.

2° Sous le rapport de l'*histologie*, un plus grand nombre de questions restent encore à résoudre.

1° Quelle est la structure de la branchie, de la fausse branchie, de la glande à mucus, du tissu même du manteau? Nous ne le savons en aucune façon, car un seul travail d'histologie a été présenté jusqu'ici pour les Prosobranches, et il porte sur un animal (le Cyclostome) où les trois premiers de ces organes sont peu différenciés. En particulier, l'étude de la structure de la fausse branchie va nous permettre de déterminer, avec une probabilité plus grande qu'on avait pu le faire jusqu'ici, la nature et l'origine de cet organe. Nous aurons, après avoir étudié séparément chacune des parties dont il s'agit, à les comparer entre elles et voir en quoi consistent les différences les plus importantes.

2° De très nombreuses et très intéressantes recherches ont été faites chez les Acéphales et les Pulmonés; mais la comparaison des différents ordres de Mollusques n'a jamais été réalisée et nous ne savons pas dans quelle mesure les variations importantes dans la forme et la disposition des organes, sont solidaires de modifications essentielles dans leur structure.

Or, dans les organes palléaux, trois ordres d'éléments vont fixer plus particulièrement notre attention.

1° Les cellules *neuro-épithéliales;*

2° Les *cellules glandulaires;*

3° Les éléments du *tissu conjonctif;*

Nous aurons donc à revenir sur ces trois sortes de tissus et à discuter les trois problèmes de *terminaisons nerveuses sensitives*, *de la sécrétion du mucus* et de la *structure des lacunes.*

Au point de vue *taxonomique*, j'aurai peu de chose à ajouter aux travaux de mes devanciers : M. Bouvier en particulier, ayant déjà utilisé les variations de la fausse branchie pour la formation de séries naturelles, je me contenterai de faire ressortir les affinités que la structure des organes palléaux met en lumière entre certains groupes dont la position n'est pas encore tout à fait fixée.

DEUXIÈME PARTIE

ORGANE DE SPENGEL

CHAPITRE PREMIER

ORGANE DE SPENGEL DE LA CASSIDAIRE.

Je commence l'étude des organes palléaux par l'histoire de la *fausse branchie* ou *organe de Spengel*. Ce n'est pas, à beaucoup près, le plus simple des organes que nous ayons à examiner: la structure de la branchie est en effet bien moins compliquée, mais les éléments nerveux jouent un grand rôle dans les formations palléales, et leur étude a pour nous une importance spéciale. Or la disposition des nerfs dans les feuillets branchiaux et dans les glandes à mucus ne présenteraient pour nous aucun intérêt si nous n'avions pas dans l'esprit tous les cas de différenciation progressive de ce genre de tissu dans la fausse branchie.

Ce dernier organe nous offrira d'ailleurs le plus grand développement possible de ces mêmes éléments, ce qui nous facilitera considérablement leur étude.

Pour la même raison, je ne puis pas suivre exactement, dans cet exposé, l'ordre de perfectionnement progressif, qui coïncide avec l'ordre phylogénétique le plus probable. J'ai pu étudier l'organe avec précision surtout dans les cas où il est le mieux développé, sa structure dans les cas les plus simples se découvrait mieux ainsi que si j'avais suivi l'ordre inverse. J'examinerai donc d'abord avec détail le cas de différenciation maximum, et je montre ensuite d'où l'organe est parti et par quelles modifications il a passé.

Dans toute cette description, pour éviter toute confusion au sujet des travaux antérieurs, et pour ne rien préjuger de nos propres conclusions, j'adopterai provisoirement le nom d'*organe de Spengel* pour tout l'ensemble complexe de tissus que Spengel considérait comme organe olfactif ; c'est-à-dire le ganglion branchial, le gros nerf qui en dépend, l'épithélium adjacent, pour les Diotocardes — l'organe filiforme ou bipectiné pour les Monotocardes, — le ganglion branchial avec l'épithélium pour les Patelles et les Opisthobranches.

La *Cassidaria tyrrhena*, animal de grande taille que j'ai reçu en grande abondance d'Arcachon, et qui peut vivre quelque temps dans les laboratoires, a l'avantage d'offrir une répartition commode des divers éléments : c'est ce qui m'a conduit à la prendre comme type.

§ 1. — Extérieur.

La fausse branchie de la Cassidaire (fig. 1) est un organe allongé, terminé en pointe à ses deux extrémités, de 2 centimètres et demi de long sur un demi-centimètre de large dans les grands individus. Sa section transversale est sensiblement quadrangulaire (Voir la figure 25 qui a rapport à la Ranelle ; la disposition est la même dans la Cassidaire). Elle est constituée par un gros ganglion (*G*) qui en occupe toute la partie médiane, et par des feuillets épais (*F*) au nombre

de cent vingt-cinq à cent cinquante en moyenne de chaque côté, se correspondant exactement par paires de part et d'autre. L'ensemble de l'organe présente par suite la symétrie bilatérale et le ganglion lui-même est exactement symétrique. La face inférieure est pigmentée, sauf la partie médiane immédiatement sous-jacente au ganglion (*G*, fig. 1, *g*, fig. 3), les faces latérales sont incolores.

Chacun des feuillets présente une forme sensiblement triangulaire (fig. 2 et 25). Il a un bord *inférieur* libre (*i*) pigmenté sur toute sa longueur, un bord latéral (*l*) par où il est rattaché *au ganglion* et que j'appellerai *côté interne* ; un bord supérieur libre *ou côté externe* (*e*). La région pigmentée comprend toute la longueur du bord inférieur et de plus quatre lignes parallèles entre elles, sensiblement perpendiculaires au côté latéral libre. Il en résulte que les espaces clairs (*S*), laissés libres entre les espaces pigmentés, réalisent une figure exactement semblable à la précédente et dirigée en sens inverse. On sait depuis les recherches de Spengel que toute la partie sous-jacente à l'épithélium pigmenté est occupée principalement par un nerf volumineux issu de la partie inférieure du ganglion central et par ses principales ramifications (*branches primaires*), qui sont au nombre de quatre dans tous les feuillets sauf dans ceux des extrémités. Disons dès maintenant, pour fixer les idées, que les régions claires (*S*) correspondent dans l'intérieur de l'organe à un sinus sanguin partant d'une lacune immédiatement sus-jacente au ganglion central ; ce sinus est constitué par une branche principale, dirigée le long du bord latéral libre, et par des ramifications primaires terminées en cul-de-sac et alternant avec les branches primaires du nerf propre de l'organe. Spengel a observé cette disposition et en donne une description exacte, quoique trop succincte.

§ 2. — **Étude du ganglion central de l'organe de Spengel.**

La structure intime des éléments ganglionnaires des In-

vertébrés a donné lieu à un très grand nombre de travaux qui nous permettent de considérer comme connus la plupart des faits essentiels ; quelques-uns cependant sont encore discutés : ainsi les avis sont partagés sur la question de savoir si les cellules sont unies entre elles directement ou par l'intermédiaire d'un fin réseau de fibrilles ; récemment Bela Haller a décrit des prolongements nerveux issus du nucléole dans le cordon palléo-pédieux de la Fissurelle. Mais d'autre part, les interprétations des faits varient d'une manière frappante suivant les auteurs : l'on n'est pas fixé sur la nature nerveuse ou conjonctive de certains éléments ; certains zoologistes considèrent comme le noyau ce que d'autres déclarent être le corps même de la cellule, qui serait alors entouré d'une écorce : enfin l'existence de véritable *tubes nerveux* chez tous les animaux a été récemment admise par des histologistes tels que Leydig et Nansen. On conçoit que le simple exposé historique de ces questions intéressantes m'entraînerait bien loin du sujet principale de ce travail. On trouvera d'excellents résumés de l'histoire de ces recherches dans la seconde partie des *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen* de Bela Haller et surtout dans le beau mémoire que vient de publier *F. Nansen* (60) dans le *Bergens Museum Aarsberetning* de 1886. J'ai eu l'occasion dans le cours des recherches que j'expose ici de rencontrer des circonstances particulièrement favorables pour démêler quelques-unes de ces questions délicates. D'autre part, je laisserai de côté des points encore obscurs que l'étude du ganglion de la Cassidaire ne pourrait pas nous permettre d'élucider.

Le ganglion de l'organe de Spengel (fig. 3) est constitué par des cellules disposées à la périphérie et par des fibres occupant la partie centrale. Les cellules sont très rares à la partie supérieure et à la partie inférieure, dans le voisinage du plan médian de l'organe ; elles forment au contraire, sur les deux côtés, des amas volumineux et continus d'une extrémité à l'autre du ganglion. De distance en distance, dans la

région où le nerf principal (*Np*) de chacune des lamelles pénètre dans le ganglion, on voit l'amas cellulaire se diviser en deux moitiés, l'une inférieure, l'autre supérieure, et chacune des masses ganglionnaires ainsi constituées s'étend jusqu'au plan médian; dans l'intervalle de deux lamelles olfactives, l'amas cellulaire reste au contraire indivis et occupe une moins grande étendue. C'est ce que montre la figure 3, où j'ai représenté une coupe légèrement oblique du ganglion olfactif : vers la gauche la coupe intéresse une des lamelles branchiales ; de l'autre côté elle passe dans l'intervalle de deux lamelles consécutives.

L'examen d'un grand nombre de coupes successives m'a montré une périodicité parfaite dans la disposition des éléments cellulaires.

Le nerf d'un feuillet naît par plusieurs faisceaux séparés les uns des autres par des lames conjonctives; deux d'entre eux se séparent presque immédiatement des autres, et, se portant ensemble à angle droit dans la lamelle, constituent la première des ramifications primaires (elle n'est pas représentée sur la figure 2), les autres contribuent à former la la branche principale (*np*, fig. 2). Ces différents faisceaux se divisent rapidement dans l'intérieur du ganglion, soit dans le sens longitudinal, soit dans la profondeur de l'organe. Ces divisions défient toute description : la figure 3, dessinée à la chambre claire, peut en donner une idée. En définitive, ces faisceaux aboutissent à la substance ponctuée qui forme la masse centrale. En se divisant ils circonscrivent les amas de cellules en îlots parfois très distincts, et se perdent à des profondeurs très variables dans la substance ponctuée. Quelques faisceaux ont une longue course longitudinale et établissent des relations entre les régions correspondant aux diverses lamelles : il en existe un volumineux (*l*) à face inférieure du ganglion, près de l'épithélium (c'est la partie supérieure sur la figure 3).

Les cellules nerveuses sont relativement très petites; elles contiennent un gros noyau qui se présente avec l'aspect

d'une vésicule contenant à sa périphérie de grosses granulations vivement colorées par les réactifs. Le protoplasma de la cellule est hyalin, peu abondant, se colore faiblement; on y voit avec un fort grossissement des stries dirigées dans le sens des prolongements.

Presque partout les cellules ganglionnaires sont disposées en amas assez distincts les uns des autres, mais où les éléments sont extrêmement rapprochés, si bien qu'on serait tenté de leur attribuer des faces communes presque planes. Il est facile néanmoins, avec un fort grossissement, de découvrir la membrane propre de chacune d'elles et d'en étudier les prolongements. Voici ce qu'on peut dire au sujet de ces derniers.

Un assez grand nombre de zoologistes admettent pour la cellule nerveuse deux sortes de prolongements (1), les uns volumineux, atténués graduellement, continuant simplement les angles de la cellule; les autres intéressant bien moins le corps de la cellule elle-même, et s'insérant sur des mamelons à peine saillants: généralement ils sont si réduits par rapport aux précédents que l'on n'en tient pas compte, de sorte que, suivant le nombre des prolongements de la première espèce, on dit que la cellule est uni, bi ou multipolaire. En réalité, plusieurs travaux approfondis, et en particulier ceux de Nansen, ont montré que toutes les cellules ont un grand nombre de prolongements, et qu'on ne pouvait pas négliger ceux qui sont plus réduits et semblent de moindre importance. On admet souvent que les prolongements grêles n'intéressent que la membrane, ou si l'on veut, l'écorce, de la cellule, et que les prolongements volumineux contiennent seuls la substance nerveuse. Nous verrons dans l'organe de Lacaze-Duthiers des exemples de ce cas: mais ici la distinction semble impossible à admettre. De sorte que dans l'organe de Spengel bipectiné, il n'existe que des cellules franchement multipolaires; on ne voit pas de ces

(1) Voir le détail des cellules nerveuses, fig. 38 *a* et 38 *b*.

éléments allongés, effilés, comme j'en ai rencontré moi-même dans bien d'autres cas. Il y a exception cependant pour le bord du ganglion, aux environs de la ligne médiane en *a* (fig. 3). On rencontre en ce point quelques cellules dites unipolaires. *Mais d'une manière générale les cellules du ganglion de Spengel sont toutes multipolaires et il existe toutes les transitions entre les prolongements les plus importants et ceux qui sont le moins volumineux.*

Voyons maintenant quelles sont *les relations* de ces éléments : 1° entre eux ; 2° avec les nerfs; 3° avec l'enveloppe conjonctive. Nous touchons ici à l'un de ces problèmes délicats que je signalais tout à l'heure : cependant des coupes au 100°, dont quelques-unes ont été traitées, après le montage à la gélatine, par l'alcool absolu additionné d'acide chromique et coloré par le bleu de méthylène, m'ont permis de me prononcer dans le cas particulier qui m'occupe.

On appelle *substance ponctuée* de *Leydig* ou *substance médullaire* (Markwerk) une matière très finement granuleuse, paraissant presque homogène au premier abord, et pouvant sous un fort grossissement se décomposer en un réseau de fibrilles d'une finesse extrême (L, fig. 3). Elle se rencontre dans presque tous les ganglions et occupe tout l'espace laissé libre par les cellules et les fibres nerveuses proprement dites. Des recherches multipliées ont permis de décider qu'on n'avait pas affaire à une simple apparence causée par des sections transversales de faisceaux de fibres, et qu'il y avait bien là un réticulum extrêmement délicat, d'une substance analogue ou identique à celle qui se colore dans les nerfs eux-mêmes, mais non orientée, et anastomosée dans tous les sens. Nous appellerons avec Leydig *spongioplasma* cette substance facile à colorer sans chercher à démêler si elle constitue des trabécules ou des tubes à parois continues, comme le veulent Leydig et Nansen, et *hyaloplasma* le liquide hyalin qui la baigne, qu'on voit dans les tissus frais et qui disparaît dans les coupes. Deux points fondamentaux sont admis ac-

tuellement par tous les observateurs; la substance ponctuée de Leydig est en rapport d'une part avec les cellules, au moins par l'intermédiaire des prolongements grêles (*Netzfortsätze* de B. Haller), d'autre part avec les faisceaux de fibrilles, qui par leur réunion forment les nerfs. Ces deux faits sont d'ailleurs des plus faciles à vérifier sur le ganglion olfactif de la Cassidaire.

Il reste à donner une réponse aux questions suivantes :

1° Y a-t-il *union directe* entre les cellules? B. Haller l'admet et appelle *Verbindungsforsätze* les prolongements qui établissent cette union ; Nansen le conteste et déclare n'avoir jamais pu observer l'union directe.

Pour mon compte, je l'ai trouvée assez fréquemment dans la Cassidaire ; j'en donne d'autre part des exemples pour l'organe de Lacaze-Duthiers chez les Pulmonées, et je pense qu'il se pourrait que cette union directe se manifestât dans les cas où les cellules sont très rapprochées les unes des autres, et fît défaut dans d'autres occasions.

2° Outre l'*origine indirecte des nerfs* dans la substance ponctuée, y a-t-il aussi une *origine directe dans les cellules?* Doit-on considérer (chez les Mollusques) une troisième sorte de prolongement, les *Nervenforsätze* de Deiters, ou les *Stammfortsätze* de B. Haller? Nansen et B. Haller sont encore en désaccord sur ce point, et avec B. Haller, Solbrig (*30*, 1872), Bœhmig (*15*, 1885), Garnault (*63*, 1887), admettent que des fibres nerveuses partent directement des prolongements des cellules larges (1). Je ne puis partager cette opinion, au moins pour ce qui concerne l'organe de Spengel ; je n'ai jamais vu les faisceaux même les plus minces provenir des prolongements cellulaires, sans interposition d'un réticulum, si réduit qu'il soit : la substance ponctuée pénètre d'ailleurs toute la masse du ganglion et se glisse entre les cellules

(1) M. Vignal, dans son travail sur les centres nerveux des Invertébrés (*51*), ne se prononce pas sur ce point à propos des Mollusques (p. 338). Il admet pour les Crustacés (p. 318), les Lombrics (p. 400), la réunion en T décrite par M. Ranvier pour les ganglions des Vertébrés.

dès qu'elles présentent entre elles un intervalle suffisant.

3° On appelle *cellules araignées* ou encore cellules de la *névroglie*, sans attacher à ces termes exactement la même signification que chez les Vertébrés, de très petites cellules multipolaires disséminées partout, que l'on a considérées comme de nature conjonctive. On les voit en très grand nombre dans le ganglion de Spengel ; mais elles sont d'une petitesse extrême : leur noyau, relativement très volumineux, se colore faiblement en rouge, mais le corps des cellules est teinté en bleu vif, ce qui permet de le retrouver facilement. Leurs connexions sont bien celles qu'on admet généralement : leurs prolongements vont s'anastomoser avec les fibrilles de la substance ponctuée et aussi avec quelques-uns des petits prolongements (*Netzfortsätze*) des grandes cellules ganglionnaires. Je partage d'ailleurs l'opinion de M. Garnault et de Nansen, qui pensent que les relations de ces éléments avec les autres éléments nerveux ne permettent pas de les considérer comme conjonctifs : ils diffèrent d'ailleurs de tout ce que nous connaissons en fait d'éléments de cette dernière catégorie chez les animaux qui nous occupent. Leur faible dimension n'a pas permis de les représenter sur la figure 3.

Relation des éléments nerveux avec le névrilème. Les prolongements des cellules ganglionnaires et le réticulum de Leydig vont s'insérer sur une fine membrane continue qui entoure le ganglion (*m*, fig. 4), mais est tout à fait distincte du névrilème proprement dit, et s'en détache en plusieurs points, probablement sous l'action des réactifs. Aucune travée de nature conjonctive ne part du névrilème pour pénétrer dans le ganglion.

En résumé, la partie centrale de l'organe de Spengel de la Cassidaire est un gros ganglion présentant une multitude de cellules en très grande majorité multipolaires, disposées surtout à la périphérie, mais dont un grand nombre pénètrent vers le centre ; des faisceaux de fibrilles parcourent l'organe dans tous les sens, et une grande quantité de substance ponctuée de Leydig forme un réticulum délicat établissant des connexions entre

ces parties. Des cellules araignées de très petite taille sont disséminées dans toutes les régions.

§ 3. — Étude des lamelles.

a. Tissu nerveux (*cr*, fig. 4). Chaque feuillet de l'organe de Spengel peut être considéré comme un repli de la lame interne du manteau. Il est constitué par une membrane de soutien, prolongement de celle qui forme le stroma de cette lame interne, et qui, forcément, figure une double enveloppe (*cr*, fig. 4) close de toutes parts, renfermant à son intérieur des espaces sanguins, des nerfs, des éléments conjonctifs, et recouverte intérieurement par l'épithélium.

Les gros faisceaux nerveux, issus de la réunion des paquets de fibres, sortent du ganglion intimement unis les uns aux autres et compris dans une même gaine conjonctive, mais sans toutefois se confondre en un faisceau unique : ils pénètrent alors dans une des lamelles de l'organe, en restant, bien entendu, compris à l'intérieur, entre les deux lames de la membrane de soutien. C'est là que nous allons maintenant le suivre, en décrivant simultanément des coupes et préparations colorées de lamelles débarrassées de l'épithélium.

Le nerf principal du feuillet qui longe, comme on sait, le bord inférieur libre (*np*, fig. 2 et 25), est formé, ainsi que les quatre nerfs secondaires *ns*, de gros faisceaux distincts qui s'entrecroisent un peu à la façon des cordons d'un câble. A quelque distance de leur origine, on voit chacune des quatre grosses branches se dédoubler (*ns*, fig. 4) dans un plan perpendiculaire au feuillet; chacune des deux branches résultant se rapproche de plus en plus de la surface, et se voit séparée de son homologue par une travée de tissu conjonctif. Ces deux grandes branches desservent respectivement par leurs ramifications les deux faces du feuillet, et l'on peut voir de chaque côté de belles arborescences irrégulières (fig. 26) qui couvrent les larges régions où l'épithélium est pigmenté, et arrivent presque jusqu'au bord

externe du feuillet. Il va sans dire que l'importance des grosses branches secondaires et du système de leurs ramifications diminue de la base de la lamelle jusqu'à son extrémité. La figure 5 représente une de ces branches, mais je n'en ai figuré complètement que les rameaux les plus ténus pour montrer plus facilement les terminaisons nerveuses.

Ce sont précisément ces rameaux de petite taille (tels que *r*, fig. 6) qui traversent la membrane de soutien et pénètrent dans l'épithélium, sans qu'il soit possible de déterminer avec précision le point où se fait le passage. En effet, sur un très long trajet, les filets nerveux sont compris dans l'épaisseur même de la membrane de soutien, qui se soulève en formant une légère crête sur leur passage; de plus, même après leur sortie de l'intérieur de l'organe, les filets sont accompagnés d'un mince névrilème très distinct, mais faisant suite directement à la gaine ou crête dont je viens de parler. En somme le passage se fait ici tout à fait tangentiellement, ce qui contraste nettement avec ce que nous observerons plus tard chez les Diotocardes.

Les lamelles préparées à l'acide chromique ou au chlorure de ruthénium fournissent après dissociation de bonnes préparations (fig. 5) de ce système nerveux interépithélial. On voit sur le trajet du nerf trois sortes de cellules : 1° des cellules fusiformes (*a*), à prolongement très longs et à noyau très allongé, qui appartiennent au névrilème ; 2° des noyaux ovales (*b*) bien plus volumineux, très granuleux, qui font souvent saillie sur le contour du nerf, et qu'on rencontre fréquemment sur les trajets des nerfs périphériques de petite taille (Voir p. ex. Nansen, *60*). D'après les récents travaux des histologistes les plus compétents, on doit les regarder comme les noyaux propres des cellules dont le corps est constitué par l'ensemble même des fibrilles nerveuses (spongioplasma) avec le hyaloplasma qui les baigne; 3° enfin des *cellules multipolaires* (*m*) de petites dimensions, munies de gros noyaux, et en tout semblables à celles que

nous avons trouvées dans le ganglion. J'ai vu distinctement des prolongements ramifiés unissant presque directement deux cellules voisines, mais je n'ai rien observé qui permette de supposer (dans le cas présent) que tout l'ensemble des cellules disséminées dans le champ pigmenté soit relié par un réseau de fibres continu et indépendant des branches du nerf principal. En d'autres termes s'il existe incontestablement dans la *fausse branchie* un *réseau* nerveux de fibres et de cellules, ce réseau n'affecte pas la forme qu'on voit réalisée avec tant de netteté dans la *branchie* (fig. 47, *a* et *b*), et les groupes de cellules dépendant d'un même rameau sont simplement unies par de grêles filets.

Pour étudier avec toute la précision désirable la question importante des *terminaisons nerveuses* dans l'organe de Spengel, l'application du chlorure d'or est absolument indispensable. Elle présente, il est vrai, quelque difficulté à cause de la présence des cellules à mucus. Pour bien fixer celles-ci, j'ai ajouté une petite quantité d'acide formique ou d'acide acétique au jus de citron employé dans la méthode de Ranvier pour l'étude des papilles gustatives. J'ai d'ailleurs cherché à tourner la difficulté en opérant sur un grand nombre de lamelles, que je laissais pendant un temps variable dans les différents réactifs, je choisissais ensuite pour les coupes celles qui me paraissaient le mieux réussies. Frappé par l'analogie des éléments à étudier avec ceux qu'on trouve dans les papilles gustatives des vertébrés, j'ai employé, à peu de chose près, la méthode qui a réussi à M. Ranvier dans ce dernier cas.

J'ai obtenu par ce procédé d'excellentes coupes dans lesquelles les contours des cellules épithéliales indifférentes et celui de leurs noyaux sont nettement indiqués par une teinte gris faible ; les nerfs sont d'un noir violacé ; mais les cellules nerveuses et neuro-épithéliales se détachent avec une précision extraordinaire ; elles sont colorées en rouge violet, et leur noyau possède la même teinte, plus intense, si l'immersion dans le chlorure d'or a été prolongée ou si le réactif est

concentré (1/100e); sans cela le noyau est presque incolore, le corps de la cellule restant toujours vivement teinté (fig. 8). Il est impossible avec de telles préparations d'avoir le moindre doute sur la nature neuro-épithéliale des éléments dont il s'agit; les cellules multipolaires et les cellules fusiformes (1) sont colorées exactement de même, et leurs connexions sont nettement mises en lumière (fig. 6 et 8); quant à la tête de la cellule, elle se colore assez mal, mais apparaît cependant dans les points où la réduction de l'or est poussée très loin.

Il résulte des observations précédentes que ces cellules neuro-épithéliales sont en connexion avec les nerfs par l'intermédiaire des cellules multipolaires (fig. 6). Ces dernières se rencontrent à diverses hauteurs, et ne sont pas uniquement accolées à la membrane basilaire; les *corps* des cellules neuro-épithéliales se voient aussi à tous les niveaux, et l'on en rencontre très près du bord, aux trois quarts à partir de la base. Leur forme est *toujours celle d'un fuseau* : il n'est jamais cylindrique. Le noyau est rond ou ovale, à réticulum peu serré. Le point important à établir est celui de l'entrée du filament nerveux dans la cellule elle-même. Jamais aucune préparation ne m'a montré un double filet d'attache, dont l'un serait nerveux et aboutirait près du noyau, comme le décrit Rawitz pour certains Acéphales (*66*). Le filet proximal, unique, de la cellule présente bien les réactions d'un nerf; on y trouve des granulations ou épaississements irréguliers, et l'on peut même quelquefois le suivre jusqu'à une cellule multipolaire (fig. 6). Cette dernière est-elle quelquefois en relation avec *plusieurs* cellules neuro-épithéliales? Diverses préparations me font incliner vers l'affirmative.

Pour bien voir les têtes des cellules, il faut observer des préparations colorées au picro-carminate; elles apparaissent alors colorées en rouge vif entre les cellules pigmentées qui

(1) J'appellerai par la suite *cellules de Flemming* les éléments dont il s'agit. Leur identité dans tous les organes palléaux, et dans tous ceux qu'a étudiés Flemming chez les Gastéropodes et les Acéphales, sera mise en lumière dans tout le cours de ce travail.

restent pâles. Ces têtes (fig. 7, *t* et *t'*) ont toutes les formes possibles, depuis celle d'un long bâtonnet jusqu'à celle d'une petite masse ovoïde. Le col est presque toujours distinct.

b. Épithélium indifférent et sécréteur. — Les régions correspondant respectivement aux aires nerveuses et aux sinus sanguins se distinguent très nettement, comme nous l'avons dit, par l'aspect de l'épithélium qui les recouvre. Sur les premières (fig. 2, N), toutes les cellules indifférentes sont munies d'un pigment jaune à très gros grains, abondant principalement à la partie distale des cellules. Les plateaux sont peu distincts et dépourvus de cils; le reste de la cellule est très granuleux, le noyau presque rond (fig. 9). Au contraire, aux aires sanguines (S, fig. 4) correspondent des cellules *ciliées* (*c'*) claires, dépourvues de pigment, peu granuleuses, à noyau ovoïde et parfois même très allongé. Elles sont aussi plus grêles que les précédentes, et plus régulièrement cylindriques. Du reste, dans les deux cas, les noyaux sont disposés à toutes les hauteurs. Ces caractères suffisent à établir, entre les deux régions, des différences qui, en coupe, se manifestent avec autant de netteté que l'indique la figure 4.

La séparation est de plus accentuée par l'existence de crêtes saillantes dues à un épaississement de la membrane de soutien (fig. 2 et 4, *cr*), et qui font le tour de chacun des sinus. Sur ces saillies, l'épithélium vibratile s'insère de manière à former, pour chaque sinus, un double bourrelet limité extérieurement par une forte dépression (fig. 2 et 4, *x*) séparant les deux régions voisines. Ces différences de niveau se voient bien sur la lamelle intacte examinée à plat, surtout si on a pris soin de la colorer. C'est sur le versant extérieur de cette crête, sur chacun des bords de la région ciliée, que l'on rencontre la plus grande quantité de *cellules à mucus* (*g*). Ces éléments sont rares dans la région pigmentée, et un peu plus abondants dans l'intérieur de la région ciliée.

La distinction entre les cellules pigmentées et les cellules ciliées n'est pas fondamentale. L'épithélium, qui recouvre

immédiatement le ganglion médian (fig. 3, *cp*), présente en effet des éléments qui établissent toutes les transitions possibles entre les deux variétés de cellules indifférentes. Ce sont des cellules très régulièrement cylindriques, à noyau généralement médian, renfermant une quantité de pigment très variable, et qui sont toutes ciliées. Par suite de ces particularités, la coloration générale de la région médiane de la fausse branchie est beaucoup plus claire que celle des feuillets eux-mêmes (fig. 1, G).

c. Tissu musculaire. — Les éléments que l'on aperçoit le plus facilement dans le feuillet sont des fibres disposées à plat dans le plan du feuillet, dans l'épaisseur de chacune des deux lames conjonctives qui en forment le stroma. Elles sont entrecroisées dans tous les sens, sans former de faisceau véritable, sauf celles que nous allons décrire (nous nous occuperons seulement d'une des faces; les choses se répètent exactement de la même manière sur la face opposée). Du manteau partent des fibres volumineuses qui pénètrent dans le feuillet, en suivant le bord libre externe, et en lui restant longtemps parallèle (fig, 11, *ml*) (pour cette raison, nous les appellerons *fibres longitudinales*). Par suite, elles règnent dans la paroi du sinus principal du feuillet, elles sont au nombre de sept (dans le *Cassis Saburon*), et rapprochées deux à deux, de sorte que la dernière, celle qui est le plus rapprochée du bord, reste isolée. Près de l'entrée, la direction de la fibre la plus éloignée du bord change brusquement, et elle décrit une grande courbe vers l'intérieur de l'organe, puis revient vers le bord externe où elle se perd; dans ce trajet, elle est accompagnée par son homologue de la face opposée. Un peu plus loin, c'est la seconde fibre qui s'écarte à son tour, mais pénètre moins profondément dans la direction du nerf principal; puis vient le tour de la troisième et enfin de la quatrième, qui décrivent, avec leur congénère, des anses de moins en moins prononcées. Les quatre dernières fibres continuent leur trajet et font le tour du feuillet. La longueur de ces éléments est, on

le voit, extrêmement grande ; leur largeur est aussi très considérable. Ils ont un noyau volumineux, situé un peu avant leur point de courbure : c'est une masse ovoïde, granuleuse, très nettement réticulée, avec un nucléole qui se colore d'une manière intense. La fibre elle-même est plate, et un examen attentif permet d'y reconnaître des fibrilles longitudinales peu distinctes. Quant aux autres fibres qu'on rencontre dans le plan du feuillet, il est impossible d'y reconnaître une orientation précise.

2° La *seconde sorte de muscles* se rencontre également au bord externe du feuillet. Ce sont des éléments très petits, que l'on voit cependant avec facilité sur des préparations bien colorés. La figure 11 les montre avec un fort grossissement. On aperçoit, tout auprès du bord du feuillet, des noyaux allongés, qui sont alignés avec une certaine régularité, mais qui se trouvent tantôt sur une face, tantôt sur une autre. Ils appartiennent à des fibres aplaties, semblables à de minces rubans parfois contournés, qui passent d'une face à l'autre en contournant l'espace sanguin. Leurs extrémités s'effilent et se divisent en deux ou trois fines lanières, subdivisées à leur tour en filets d'une finesse extrême, qui se perdent dans la membrane de soutien. Les réactions de ces éléments sont exactement les mêmes que celles des fibres musculaires planes qu'on rencontre dans le même organe.

La détermination de ces deux sortes d'éléments comme éléments contractiles présente de grandes difficultés. Les considérations tirées de la forme des fibres ne suffisent pas pas, dans le cas présent, pour les différencier de fibres conjonctives. Pour trancher la question, j'ai dû examiner des faisceaux musculaires du bord du manteau, et rechercher comment ils se comportaient sous l'action des réactifs. Ils absorbent fortement à la fois le picrocarmin et le bleu de méthylène. Leur forme est d'ailleurs semblable à celle des fibres planes du feuillet et présente aussi des brusques plissements. Pour ces motifs, je crois devoir rapporter les fibres du feuillet au tissu musculaire. Pour les étudier avec com-

modité, le feuillet de l'organe de Spengel, chez les Cassidaires convient assez bien ; mais c'est surtout sur les lamelles branchiales de la Paludine, du Strombe ou de la Volute, que nous les trouverons avec des dimensions et une régularité remarquables.

3° La *troisième variété* de fibres musculaires (fig. 4, *mt*) se rencontre dans des trabécules transverses, qui unissent les deux faces du feuillet en s'insérant normalement à chacune d'elles. La présence de ces éléments est constante dans tous les organes en lamelles aptes aux fonctions respiratoires, mais dans l'organe respiratoire, l'existence d'un nerf volumineux, et surtout l'irrégularité de la surface, rendent l'observation moins commode que si l'on s'adresse aux lamelles de la branchie. Je renvoie donc la description détaillée de ces fibres au chapitre suivant ; je demanderai d'admettre provisoirement leur détermination comme éléments contractiles, et je me contenterai d'indiquer leur disposition dans l'organe qui nous occupe.

Elles sont disséminées sans aucune régularité, à des distances variables, plus rares au milieu des sinus, plus abondantes sur les régions limites des aires nerveuses et sanguines, où l'épaisseur du feuillet se trouve précisément rétrécie. Elles sont intimement unies à des éléments conjonctifs, que nous devons étudier avant d'aller plus loin.

d. Tissu conjonctif et espaces sanguins. — Il ne faudrait pas croire que tous les noyaux que l'on aperçoit lorsque, après coloration, on examine le feuillet à plat, appartiennent à des fibres musculaires transversales. La plupart, au contraire, dépendent d'*éléments conjonctifs* disséminés dans l'épaisseur de la membrane de soutien. Sur une coupe transversale on voit, en effet, que cette dernière présente partout une épaisseur assez notable, et qu'elle est formée d'une couche compacte, faiblement colorée par le bleu de méthylène (sauf à sa surface externe), et renfermant dans son épaisseur, outre les fibres musculaires, des éléments de forme variée. Quelques-uns sont fusiformes, distincts cependant des fibres

musculaires par leur faible largeur, la petitesse de leur noyau, leur faible réceptivité aux substances colorantes. Mais presque tous les éléments conjonctifs sont au contraire *étoilés*, munis d'un noyau assez volumineux entouré d'un protoplasma légèrement granuleux, et apte à absorber le bleu de méthylène. De tous côtés, ce protoplasma s'étire en grêles tractus ramifiés, figurant de belles arborescences, parfaitement distinctes au milieu du fond clair de la substance fondamentale. La figure 13 montre quelques-unes de ces cellules dessinées à la chambre claire. On voit que les anastomoses sont fréquentes d'une cellule à l'autre. Sur le pourtour des aires nerveuses, et particulièrement le long des crêtes qui limitent les sinus sanguins, abondent des éléments de même nature, mais plus volumineux, très rapprochés les uns des autres, richement anastomosés, et remarquables surtout par la présence de plusieurs noyaux au milieu d'un même amas protoplasmique. On trouve d'ailleurs tous les passages entre les cellules plus ou moins fusionnés et celles qui sont simplement contiguës.

Rien n'est plus facile à étudier, dans un feuillet, que l'espace sanguin qui comprend, ainsi que nous l'avons dit, un sinus principal régnant le long du bord externe, et quatre ou cinq branches s'engageant entre les aires nerveuses. L'une des meilleures méthodes consiste à injecter tout l'animal, ou bien le manteau seulement, avec une masse apte à se solidifier à froid, par exemple avec la gélatine au bleu soluble, et à arrêter l'injection au moment où la fausse branchie est encore injectée imparfaitement; on peut choisir alors les feuillets plus ou moins complètement remplis par la masse colorée, et suivre ainsi la marche du liquide dans les lacunes. On voit ainsi qu'il existe, tout le long du ganglion principal, entre les deux lames du manteau, un long sinus assez nettement limité, mais qui n'est en relation avec aucun vaisseau proprement dit (fig. 3, V); la communication avec les lacunes du corps et avec le vaisseau branchial efférent ne se fait que par les lacunes irrégulières du tissu conjonctif spon-

gieux, qui comble l'intervalle des deux lames du manteau.

Au contraire, les canaux qui servent à l'irrigation de chaque lamelle sont largement ouverts dans ce sinus commun ; leur endiguement est réalisé du côté externe par le tissu compact, avec les deux premiers systèmes de fibres musculaires dont j'ai parlé (fig. 11); la contraction des fibres qui font le tour du sinus normalement à son bord, et se ramifient à la fois sur les deux faces (muscles marginaux, *m m*), a nécessairement pour effet de rétrécir en un point le sinus lui-même, et de faire progresser le sang dans un sens déterminé. Le même rôle doit être joué par les fibres transversales *m t*, qui s'insèrent à la fois sur les deux faces. Le sang parvient ainsi dans chacun des culs-de-sac qui sont, eux aussi, largement ouverts à une extrémité. Mais que devient-il après avoir pénétré dans ces espaces clos? Les injections poussées avec une pression suffisante vont nous l'apprendre. Si la masse a pénétré aussi loin qu'il est possible, elle force les parois des sinus qui, comme nous l'avons vu, sont limités, non par des membranes continues, mais par des trabécules plus ou moins serrées; elle pénètre ainsi partout dans les aires nerveuses, et spécialement dans un espace étroit, qui s'étend tout le long du nerf principal, entre celui-ci et le bord du feuillet (fig. 2, *z*). La pénétration se fait plus facilement vers la base que vers la pointe, où le tissu est plus compacte; si elle est complète, le feuillet vu au microscope présente une teinte bleue générale, interrompue seulement par le trajet des nerfs et par la position des trabécules, indiqués dès lors par des îlots incolores plus ou moins volumineux. *Inutile d'ajouter, après tout ce qui précède, qu'il n'existe pas de capillaires.* En somme, le sang, à l'état normal, doit circuler principalement dans les sinus; tout le reste du tissu, cependant, est baigné de sang, comme le prouve, du reste, la présence de globules que l'on voit un peu partout sur les coupes; mais le liquide doit probablement circuler avec une lenteur bien plus grande que dans les espaces largement ouverts qui s'injectent avec le plus de facilité. Nous retrouverons les fibres musculaires

transverses dans tous les organes dont l'adaptation à la fonction respiratoire n'est pas douteuse, et seulement chez eux. Ce fait, et la présence de sinus relativement bien délimités, m'avaient fait penser que la fonction respiratoire doit s'accomplir, dans la fausse branchie, aussi bien que dans la branchie elle-même. Il faut avouer, cependant, que les communications vasculaires avec le reste de l'organisme sont bien plus difficiles pour la fausse branchie que pour la branchie, de sorte que, tout bien considéré, le rôle respiratoire ne doit pas être prépondérant pour l'organe qui nous occupe. D'autre part, il existe, nous le savons, d'assez nombreuses cellules mucipares, mais pas assez non plus pour nous permettre de déclarer que la fausse branchie est une *glande*. En réalité, comme toutes les portions du tégument, elle joue à la fois ces divers rôles, mais elle est surtout un *organe sensoriel*. Les auteurs qui avaient émis cette opinion, en s'appuyant simplement sur la richesse d'innervation, étaient rigoureusement dans le vrai ; le fait que ces nerfs aboutissent à des terminaisons neuro-épithéliales, toutes extrêmement nombreuses, me semble démontrer cette hypothèse d'une manière indiscutable.

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DE L'ORGANE DE SPENGEL DES DIOTOCARDES.

Organe de Spengel des Diotocardes. — Maintenant que nous savons en quoi consiste l'organe de Spengel d'un Prosobranche élevé, et que nous avons établi formellement que les éléments nerveux et neuro-épithéliaux y jouent un rôle prépondérant, nous pouvons examiner les modifications qu'il subit dans la série des Prosobranches. Nous commencerons cette étude comparative par les cas où il est le moins différencié (Diotocardes inférieurs), et nous nous élèverons

graduellement jusqu'au cas des Ténioglosses Siphonostomes dont un représentant nous a servi de type.

§ 1. — Organe de Spengel des Néritidés.

L'innervation du manteau des Néritidés était mal connue jusqu'au travail de M. Bouvier. Je renvoie au chapitre que cet auteur consacre à la famille qui nous occupe pour tout l'historique de la question (1). Avant d'arriver aux feuillets branchiaux, le nerf branchial que M. Bouvier a découvert se divise en plusieurs rameaux qui se distribuent au manteau, et dont le principal poursuit son chemin le long de l'arète du support branchial. On sait que dans les Néritidés les feuillets branchiaux naissent sur le support branchial assez loin du point d'insertion de celui-ci, de sorte que le nerf a un long trajet à parcourir avant d'arriver à ces feuillets. Dans cette région, il forme, dit M. Bouvier, un long bourrelet palléal très peu saillant qui doit être considéré comme l'homologue de la fausse branchie. Il n'existe d'ailleurs pas de ganglion sus-intestinal ni de ganglion branchial différencié. Ces assertions demandent à être vérifiées avec soin. Rien ne prouve *a priori* que ce nerf branchial soit différencié en tant que nerf sensoriel; d'autre part M. Bouvier semble embarrassé par la disparition du ganglion sus-intestinal. Je me hâte de dire que les conclusions qu'il avait émises sont exactes.

Mes recherches, dans cette famille, ont porte principalement sur la *Neritina fluviatilis*, la seule espèce que j'aie pu me procurer vivante. D'autre part j'ai examiné des échantillons conservés dans l'alcool de *Neritina Orreni*, *N. fluviatilis*, *N. despuna* et *Navicella Janelli*. J'ai fait des coupes transversales dans la branchie, et examiné par transparence après coloration, le bord de l'organe.

On observe tout d'abord un fait important. Tandis que chez les Trochidés, tout le long du bord afférent du support

(1) Voir *Ann. sc. nat.*, 7e série, t. III, pl. III, fig. 14.

branchial, existe une épaisse baguette, de consistance cartilagineuse, et qui s'offre en coupe, nous le verrons tout à l'heure, comme un simple épaississement de la partie externe de la membrane de soutien, rien de semblable ne se trouve chez les Néritidés. Cependant, de part et d'autre de l'organe, existe un épais cordon blanchâtre qui, du côté afférent, s'étend d'une extrémité à l'autre de la branchie, tandis que du côté efférent il ne règne que dans la région antérieure, en avant du point d'attache du support branchial. Mais ces bourrelets sont constitués non plus par une masse anhiste, mais par des muscles puissants disposés par paires de chaque côté, et limitant les faces supérieures et inférieures des vaisseaux sanguins correspondants. Il existe ainsi quatre de ces muscles longitudinaux dont le rôle bien évident est de courber la partie libre de la branchie.

Examinons maintenant le bord *afférent*, qui n'a été jusqu'ici l'objet d'aucune recherche. Nous n'y trouverons presque aucune différence, et, même en coupe, il est difficile de les distinguer ; on peut dire cependant que, du côté efférent, les lamelles arrivent *plus loin du bord*, de sorte que le vaisseau efférent est plus large que celui du côté opposé. Du côté efférent, on découvre facilement le nerf branchial décrit par M. Bouvier, il est immédiatement sous-jacent à l'épithélium, non pas libre dans le vaisseau efférent, mais enfermé dans une petite épaisseur de tissu conjonctif. On voit aussi sans peine les filets que ce nerf envoie à droite et à gauche aux lamelles branchiales. Mais ce nerf ne s'arrête pas à la pointe de la branchie, comme le croyait Bouvier ; il se réfléchit et continue son trajet tout le long du bord *afférent* jusqu'au point d'insertion du support branchial où j'ai cessé de pouvoir le suivre. Il diminue, à la vérité, d'une manière sensible, et il est extrêmement difficile à voir à la loupe, entouré qu'il est par de fortes masses musculaires et noyé dans du tissu conjonctif. Mais on le voit facilement au microscope et, par suite, je puis affirmer ce fait que *dans la région antérieure les deux bords du support branchial des*

Néritidés, au point de vue de leur structure interne, ne présentent aucune différence essentielle.

Examinons maintenant l'épithélium qui recouvre chacun des deux bords. Nous y trouverons principalement des cellules ciliées ordinaires, fort peu de cellules à mucus, et quelques cellules neuro-épithéliales : celles-ci se rencontrent principalement tout près de l'entrée du nerf dans la branchie ; l'épithélium est dans cette région un peu élevé ; partout ailleurs il est extrêmement plat et ne forme ni saillie ni bourrelet. Je n'ai pu y trouver trace de réseau nerveux interépithélial, et il m'a été impossible de constater le passage du nerf dans l'épithélium.

Il n'y avait pas grand intérêt, à mon avis, à insister davantage sur ce point de détail, étant donné que les tissus de la Néritine sont particulièrement défavorables à l'étude histologique : les cellules y sont en effet d'une petitesse extrême. Quoi qu'il en soit, *le nerf branchial, dans toute l'étendue de la partie libre de la branchie, envoie très peu de filets à l'épithélium* : le bord afférent et le bord efférent ne diffèrent pas à cet égard : *il n'y a donc pas lieu d'admettre dans toute cette région l'existence d'un organe sensoriel différencié.*

Il n'en est pas de même pour ce qui concerne la portion du nerf branchial qui se trouve, en partant des centres nerveux, *avant* l'arrivée à la branchie : c'est la région que Bouvier appelle le *bourrelet nerveux* palléal et qu'il considère comme homologue de la fausse branchie des autres Diotocardes. Cette opinion est d'autant plus exacte que sur une étendue assez longue, le nerf est volumineux et bordé de *nombreuses cellules ganglionnaires*. La longueur de la région ganglionnaire dépasse celle de la base sans feuillets du support branchial, cette région empiète donc sur le manteau et la branchie. Ce nerf ganglionnaire est volumineux dans la Neritina fluviatilis : il atteint en effet 36 μ de diamètre en un point assez éloigné de la branchie ; le long de ce dernier organe il décroît progressivement et tombe à 16 μ vers le

milieu de la hauteur. Les cellules ganglionnaires sont très petites, comme cela a lieu généralement; leur noyau ne paraît guère dépasser 4 μ. On trouve un petit amas où elles sont disposées sur deux ou trois rangs, sur la face dorsale du nerf, par conséquent du côté opposé à l'épithélium du manteau.

Pouvons-nous dire que nous avons affaire ici à un *véritable ganglion?* je ne crois pas qu'on puisse étendre jusque-là le sens de ce mot. Les cellules nerveuses sont trop diffuses, et on ne trouve pas trace de substance ponctuée de Leydig. Mais il y a là sans aucun doute un commencement de différenciation d'un nerf en ganglion : c'est le seul fait que je veuille provisoirement retenir.

Passons maintenant à l'examen de l'épithélium de cette région. Ici le doute n'est plus possible : les cellules épithéliales atteignent une hauteur double de celle qu'elles ont le long du support branchial (30 μ au lieu de 14 μ sur 2 μ de large au niveau des plateaux) et on voit en abondance, presque sans difficulté, des *cellules neuro-épithéliales* de Flemming : les plus nombreux ont un corps renflé vers le voisinage de la base, un col grêle, une tête saillante ; elles appartiennent au type le plus normal. J'ai observé en plusieurs points le passage du nerf dans l'épithélium : il ne se fait pas par grandes masses et le réseau nerveux interépithélial est à coup sûr peu développé; je crois bien avoir aperçu quelques cellules multipolaires, mais je n'oserais être affirmatif sur ce point. On m'excusera aisément si l'on songe que les éléments dont il s'agit n'ont guère que 2 à 3 μ de diamètre et que les tissus de la Néritine sont fort difficiles à préparer; j'ai dû, pour obtenir les résultats qui précèdent, m'adresser à plusieurs séries de coupes dans les branchies des plus gros individus que j'ai pu trouver.

En résumé : chez les *Neritidés* l'organe de Spengel est constitué par un nerf qui est ganglionnaire sur une longue étendue et recouvert d'un épithélium sensoriel, avant son entrée dans la branchie et sur une petite région du support

branchial. Il se continue tout le long de cet organe et se réfléchit du côté afférent : dans toute cette partie son rôle sensoriel est insignifiant, et les deux bords du support branchial ont une structure absolument identique.

§ 2. — Organe de Spengel de la Fissurelle.

Spengel n'insiste pas longuement sur l'organe olfactif de la Fissurelle et se borne à annoncer qu'il est identique à celui de l'Haliotis et des Trochidés.

M. Boutan (*56*, p. 41) decrit, au point où la branchie s'attache au manteau, « un organe d'apparence framboisée, divisé longitudinalement par plusieurs replis qui rappellent très vaguement quelques feuillets branchiaux ; sa couleur jaunâtre tranche vivement sur les tissus blanchâtres environnants. Enfin un nerf spécial qui se détache du ganglion branchial vient se répandre dans l'intérieur de cet organe mal déterminé. Malgré l'étude attentive que j'en ai faite ajoute M. Boutan, j'avoue n'avoir pu me former, à mon tour, une opinion bien arrêtée. L'organe paraît de nature glandulaire, mais quel est son rôle exact ? J'avoue que je l'ignore absolument ».

Quant à la partie de l'organe olfactif qui s'étend depuis le ganglion branchial jusqu'à la pointe de la branchie, M. Boutan n'y fait allusion nulle part. Cette description succincte permettrait de supposer qu'il y aurait là quelque disposition plus ou moins compliquée et qui pourrait différer de celle qu'on rencontre dans les animaux voisins. Nous allons voir qu'il n'en est rien, et que la structure, pourtant bien simple de cet organe a complètement échappé à M. Boutan.

La Fissurelle possède, à la base de chaque branchie, un ganglion distinct des ganglions commissuraux. Il existe, en effet, sur la commissure viscérale un ganglion sus-intestinal et un ganglion sous-intestinal, d'où partent des nerfs volumineux allant respectivement à chacun des ganglions branchiaux, qui constituent pour Spengel la partie essen-

tielle de l'organe olfactif. L'existence simultanée de ces deux sortes de centres nerveux crée une objection sérieuse à la théorie de Bouvier suivant laquelle les ganglions branchiaux seraient homologues de ganglions commissuraux. Nous reviendrons plus tard sur cette question, et nous nous occuperons ici uniquement de l'examen histologique.

Le ganglion branchial est très volumineux : il ne mesure pas moins de 120 μ d'épaisseur dans sa plus faible dimension ; sa normale à l'épithélium est de 190 μ de long, et cela chez un individu de 6 millimètres environ. La couche corticale renferme un très grand nombre de cellules ganglionnaires. Ce ganglion, nettement limité par un névrilème distinct du tissu conjonctif environnant, est isolé dans une lacune assez large, où l'on trouve des globules sanguins et du sérum coagulé. *Il n'existe pas de nerf allant directement du ganglion à l'épithélium.* Le fait que le ganglion est absolument séparé des tissus adjacents rendrait particulièrement facile l'observation de semblables faisceaux s'il en existait : une lame conjonctive, distincte du névrilème, cloisonne le sinus dont il s'agit parallèlement à la surface et contribue encore à l'isolement de l'organe nerveux. L'épithélium, dans la région correspondante, est fort peu élevé.

Parmi les nerfs issus du ganglion branchial, le plus volumineux est celui qui côtoie le bord afférent du support branchial, jusqu'à la pointe de la branchie (fig. 15). C'est le nerf de l'organe de Spengel. Suivons-le dans son trajet. Il ne tarde pas à se rapprocher de l'épithélium : la lacune dans laquelle il est situé débouche largement dans le sinus efférent de la branchie, et le nerf se trouve isolé à l'extrémité de ce vaste espace sanguin. Celui-ci est limité, à droite et à gauche, par des épaississements de consistance cartilagineuse, qui sont manifestement en continuité avec la lame de soutien du manteau. Le cas présent n'est pas propice pour l'étude détaillée de ces productions, qui sont ici peu développées. Leur section offre la forme d'un croissant; elles règnent tout le long du support branchial et sont en con-

tinuité avec les épaississements analogues qui se trouvent sur chacune des lamelles branchiales. Nous ne trouvons pas ici les volumineux faisceaux musculaires qui existaient chez les Néritidés : les fibres musculaires sont éparses dans toute l'épaisseur du tissu conjonctif qui double la lame de soutien.

Examinons maintenant l'épithélium à une petite distance du ganglion. Dès que le nerf est devenu immédiatement adjacent à la membrane de soutien, l'épithélium devient élevé, et cela même avant le point où la branchie est complètement libre dans la cavité palléale. Il se forme ainsi un bourrelet assez saillant, mais à contours non délimités, la longueur des cellules s'atténuant graduellement à droite et à gauche. A partir de ce niveau, *les filets nerveux passant à l'épithélium sont très nombreux*, et on en trouve quelquefois plusieurs à côté les uns des autres sur une même coupe. La membrane de soutien, au-dessus de ce nerf ne s'est pas amincie, mais elle absobre bien moins fortement les réactifs colorants : elle est fibrillaire, anfractueuse, et, aux points ou pénètrent les filets nerveux, se prolonge parfois en dehors sous forme de petites cheminées assez distinctes. L'épaisseur des filets est d'ailleurs toujours très faible. Mais on est aidé dans leur recherche par la présence, en face de chacun d'eux, de cellules neuro-épithéliales reconnaissables à leur vive coloration rouge, accentuée surtout sur les petites têtes qu'on voit saillantes au-dessus des plateaux ciliés. Donc le *nerf olfactif de Spengel issu du ganglion et situé le long du bord efférent est bien un nerf sensoriel*. Mais il émet de plus des filets destinés à un autre usage. A la hauteur de chaque lamelle branchiale on voit partir du nerf olfactif, à droite et à gauche, des nerfs assez volumineux, qui croisent l'épaississement de la membrane de soutien, et continuent leur trajet le long du bord efférent du feuillet qu'ils desservent. Ces nerfs ont été trouvés par la simple dissection, par B. Haller, qui les croyait destinés à la veine efférente branchiale. Or celle-ci est une simple lacune, très pauvrement pourvue de muscles ;

elle n'a guère besoin d'un appareil nerveux aussi développé. D'ailleurs le fait que j'énonce est facile à vérifier, et l'on voit, sans doute possible, chacun des filets passer dans une lamelle branchiale. Donc, *le nerf dit olfactif ne joue pas seulement un rôle sensoriel : il est aussi destiné à l'innervation des feuillets branchiaux : à cet effet il émet symétriquement des rameaux qui suivent le bord efférent de chacune des lamelles.*

Il nous reste à examiner le bord *afférent* du support branchial, celui qui est opposé au ganglion et situé plus près du plan médian de la cavité palléale.

Ici nous voyons apparaître une différenciation que ne nous avaient pas montrée les Néritidés. Chez la Fissurelle, le bord afférent du support branchial est encore renflé en bourrelet et contient un nerf longitudinal (fig. 15, NA), qui fait suite à celui du bord efférent et qui relie les filets de chacune des lamelles branchiales ; mais ce nerf est moins volumineux que celui du bord externe ou efférent, et, au lieu d'être libre dans un sinus, il est compris dans l'épaisseur de la membrane de soutien, et par suite isolé du sinus afférent. Cependant il *envoie également des filets à l'épithélium* et les cellules neuro-épithéliales sont assez abondantes et très distinctes. Mais un fait qui ne manque pas de frapper quand on examine des coupes faits à n'importe quel niveau, c'est l'abondance des cellules *glandulaires*, bien plus nombreuses que dans n'importe quelle autre région du manteau ou de ses annexes. Ce fait est en général chez les Diotocardes, et nous allons le voir s'exagérer dans d'autres types. Ici les cellules ciliées dominent encore sur les deux autres variétés d'éléments épithéliaux. Ainsi chez la Fissurelle, *le bord afférent du support branchial est pourvu d'un nerf qui donne quelques filets neuro-épithéliaux. Il est situé dans l'épaisseur de la lame de soutien. Les cellules glandulaires sont abondantes dans cette région. En résumé*, l'on peut dire que *chez les Fissurelles la région sensorielle s'étend sur les deux bords du support branchial, mais non au-dessus du ganglion : elle est d'ailleurs peu différentiée.* Il n'existe dans le voisinage du ganglion aucun

organe spécial, framboisé ou non, glandulaire ou nerveux, comme l'avait cru M. Boutan.

§ 3. — Organe de Spengel des Trochidés.

L'organe de Spengel des Trochidés présente des caractères de transition entre celui de la Fissurelle et celui de l'Haliotide : son degré de différenciation est intermédiaire. Dans ce groupe j'ai étudié le *Trochus ziziphinus*, le *Trochus magus* et surtout le *Monodonta monodon* que j'ai reçu en abondance de Lannion, grâce à l'obligeance de M. Le Dantec, et qui est particulièrement commode pour l'étude histologique.

a.) Le *ganglion branchial* (fig. 23 et 24) est aplati et arrondi en arrière. Il est principalement formé de fibrilles, avec de petites cellules ganglionnaires peu nombreuses, disposées sur le pourtour et formant un amas important surtout du côté le plus rapproché du corps. Plusieurs rameaux nerveux sont émis directement par le ganglion vers l'épithélium, les uns normalement, les autres après une course oblique. L'épithélium est élevé au-dessus du ganglion, et décroît tout autour très graduellement. Tout le long du support branchial on voit avec la dernière évidence les filets s'échapper du nerf olfactif et faire dans la membrane basilaire des trouées bien plus importantes que chez la Fissurelle (fig. 19, NE). Elles sont dirigées dans différentes directions et aboutissent à un réseau continu riche en cellules multipolaires. Les terminaisons nerveuses sont très grêles, ont un noyau très allongé et une tête brillante qui souvent en coupe font saillie au delà des plateaux des cellules ciliées. L'ensemble de la région sensorielle n'est pas limité comme nous le verrons chez l'Haliotis et ne forme pas un bourrelet aussi marqué : le support branchial est d'ailleurs relativement tranchant du côté ou existe l'organe de Spengel (NE, fig. 19).

Le sinus afférent (VE) vient presque au contact du nerf olfactif, et communique de distance en distance avec l'espace qui entoure ce dernier : cependant en la plupart des points

le tissu conjonctif qui tapisse de part et d'autre l'épaississement principal est continu d'un côté à l'autre et établit une séparation. On se souvient que dans la Fissurelle le nerf était libre dans le sinus. Nous verrons dans l'Haliotis cette cloison de séparation des Trochidés s'épaissir considérablement. Ajoutons, enfin, que le nerf est remarquablement riche en cellules ganglionnaires disposées en amas irréguliers, tantôt d'un côté tantôt de l'autre.

Un fait qui mérite d'appeler tout spécialement notre attention, c'est la présence dans le sinus veineux afférent qui contient le nerf de Spengel d'un second nerf situé plus loin à l'intérieur du support branchial et plus volumineux que le premier (XI, fig. 19 et fig. 23). M. de Lacaze-Duthiers a vu ces deux nerfs dans l'Haliotide : il les appelait *nerfs respirateurs interne et externe*. Ces deux nerfs sont presque parallèles, et convergent seulement à leur origine dans le ganglion et à leur terminaison vers la pointe de la branchie.

Le nerf externe dessert uniquement l'épithélium; l'autre donne régulièrement des rameaux aux feuillets de la branchie. Or dans la Fissurelle, nous l'avons vu, un seul nerf suffirait à ce double rôle. Ainsi s'établit quand on passe de la Fissurelle aux Trochidés une *division du travail* à laquelle j'attache une grande importance : c'est la marque de la première spécialisation d'un nerf branchial en vue d'une fonction sensorielle ; *c'est le premier stade de différenciation d'un organe de Spengel distinct.*

Chez les Néritidés et les Fissurellidés nous avons décrit un nerf volumineux situé dans le sinus afférent de la même manière que le nerf de Spengel est placé dans le sinus efférent. Ce nerf existe aussi chez les Trochidés, mais il est extrêmement difficile à observer à cause de ses dimensions très réduites. Je l'ai vu par transparence, sans faire de coupes, dans un gros Turbonidé, le *Calcar Cookianum*, en faisant macérer vingt-quatre heures la paroi du vaisseau dans le liquide dissociant dont j'ai plus haut donné la formule. En coupe, on l'aperçoit dans le Monodonte et le Trochus Magus,

inclus dans l'épaisseur de la paroi conjonctive. Il ne semble pas émettre de filets à l'épithélium ; mais on voit distinctement ceux qu'il envoie aux feuillets branchiaux. Quand on arrive à la partie soudée de la branchie, on aperçoit ce nerf accolé à un gros faisceau musculaire longitudinal qui renforce la paroi du vaisseau afférent.

Les différences entre les Trochidés et la Fissurelle se résument ainsi : *augmentation considérable dans les dimensions des filets neuro-épithéliaux ; ceux-ci naissent d'un nerf distinct de celui qui innerve les feuillets branchiaux. Ces deux nerfs sont séparés par une cloison conjonctive incomplète. Le ganglion envoie des filets à l'épithélium.*

Le nerf du bord afférent du support branchial est très réduit, et probablement n'est pas sensoriel.

b. Le support branchial est renforcé, avons-nous dit, du côté afférent par une *tige de consistance cartilagineuse*, de couleur blanchâtre, qui est bien plus épaisse que dans la Fissurelle où elle existait déjà, et s'étend sur toute la partie libre de la branchie (on la voit, fig. 23, de EP à NE).

Nous verrons encore de nombreux exemples d'une semblable production, en particulier sur les bords des feuillets branchiaux. La nature histologique de cette formation est parfois difficile à déterminer, aussi bien d'ailleurs que celle de la membrane continue qui sert de support à l'épithélium et que nous avons appelée, à l'exemple de plusieurs histologistes allemands Leydig, Simroth, Bela Haller *membrane de soutien*. Cette membrane est-elle une membrane basilaire anhiste ou un feutrage plus ou moins confus? L'épaississement en question est-il en continuité avec cette membrane, qui avec lui présente une idendité frappante au point de vue de la coloration? Est-il anhiste, épithélial, cartilagineux, ou simplement conjonctif? Le cas des Trochidés présente des circonstances particulièrement favorables pour la résolution de ces deux problèmes ; je vais donc les aborder dès maintenant.

La tige rigide prend naissance dans une plaque de même

consistance, adjacente au ganglion branchial et séparant ce dernier du sinus afférent (fig. 23, EP). En coupe transversale cet épaississement a la forme d'un secteur circulaire d'environ 160°; le bord circulaire est tourné vers l'intérieur, les deux bords linéaires sont recouverts par l'épithélium. Il est très facile d'y distinguer des zones concentriques d'épaisseur variable, les zones qui se colorent plus faiblement ayant un aspect plus grenu, et offrant même parfois de petites ouvertures. Il est visible que la substance qui compose l'organe est moins compacte, moins homogène et moins résistante que dans les zones fortement colorées. Du côté du sinus branchial (à gauche, dans la fig. 24), l'épaississement en question se termine par une petite pointe immédiatement sous-jacente à l'épithélium et qui bientôt se confond complètement avec la membrane de soutien de la région voisine. Il n'en est pas de même du côté du ganglion : on voit en effet toutes les couches superposées se prolonger dans un processus qui ne tarde pas à quitter complètement l'épithélium et à s'enfoncer assez profondément dans les tissus (fig. 23).

Si au lieu de considérer une coupe transversale, on examine l'ensemble de l'organe vu à plat, on aperçoit le processus en question, sous la forme d'une petite lame hyaline engagée dans le tissu conjonctif. La membrane basilaire de son côté vient s'attacher à l'épaississement par un autre processus beaucoup moins épais.

Les faisceaux musculaires qui s'étendent sous l'épithélium et passent entre ce dernier et le ganglion branchial s'insèrent sur l'épaississement et son processus. D'autres faisceaux prennent aussi naissance de distance en distance sur ce dernier, mais sur son autre face, et se dirigent transversalement ou obliquement à travers l'épaisseur du support branchial.

Considérons maintenant le bord arrondi de l'épaississement, particulièrement dans le voisinage de la veine branchiale ; nous observons que ses limites ne sont pas déterminées par une ligne continue, le contour en est déchiqueté et présente des festons irréguliers.

Or, à *chacune de ces petites anses correspond une cellule* (fig. 24) à contenu hyalin, à noyau de volume médiocre placé vers le centre et entouré de protoplasma rayonnant. Les *membranes latérales* de ces cellules, qui sont toutes contiguës, se colorent fortement *et sont en continuité exacte avec les prolongements de l'épaississement*. L'épaississement principal envoie ainsi de minces lames toutes normales à sa surface convexe, dirigées de manière à enclore des cellules dont le plus grand axe est aussi normal à la même surface. Chez le *Trochus magus*, sur la tige rigide de la partie libre de la branchie, existent les mêmes cellules, parfaitement cubiques et rangées avec la régularité d'un épithélium.

Ces cellules sont disposées *sur une seule rangée* et forment en réalité une assise continue, sauf pour la partie voisine du processus dont nous avons parlé. Il y a en effet dans cette région un amas irrégulier formé de plusieurs assises de cellules.

Examinons maintenant les rapports de ces cellules avec le tissu conjonctif avoisinant. Adressons-nous tout d'abord à la portion libre de la branchie du *Trochus magus*, et étudions des coupes faites dans sa partie moyenne (fig. 19). La veine afférente (VE) est ici creusée dans un tissu compact identique à celui que nous trouverons encore bien plus développé dans le support de l'Haliotis; c'est une substance presque homogène très finement granuleuse, traversée par de rares fibres musculaires et présentant çà et là des cellules étoilées, et des fibres conjonctives allongées et quelques cellules de Leydig de petites dimensions, surtout près de la lacune sanguine; elles ont parfois des granulations pigmentaires. Quant aux cellules qui tapissent l'épaississement principal, elles apparaissent nettement comme des cavités creusées dans la masse homogène et remplies de protoplasma. *Il y a continuité entre la substance fondamentale et l'épaississement principal.*

Revenons à la plaque rigide du *Monodonta*. L'aspect est au premier abord tout différent, car la substance fondamen-

tale est extrêmement réduite et le tissu conjonctif est vacuolaire au plus haut degré. Un examen attentif permet de reconnaître que ces vacuoles ne sont autre chose que des cellules de Leydig, particulièrement abondantes d'ailleurs dans toute cette région. La substance fondamentale, anfractueuse et fibrillaire les sépare de la couche nettement alignée des cellules qui tapissent l'épaississement principal. Tout près du ganglion, il est impossible d'observer la ligne de démarcation entre les deux sortes de cellules qui semblent passer insensiblement des unes aux autres. D'ailleurs dans le cas présent, le protoplasma des cellules cubiques est disposé en rayons autour du noyau comme dans les cellules ordinaires de Leydig, les colorations sont exactement les mêmes, les dimensions sont seulement un peu plus petites. Selon toute probabilité, on n'a ici affaire qu'à deux variétés de cellules conjonctives vésiculaires de même nature.

Donc, *les cellules qui sont intimement liées à l'épaississement principal*, et qui, sur leur face opposée, sont en relation avec la substance fondamentale du tissu conjonctif ambiant, *ne sont qu'une variété peu différenciée des cellules vésiculaires qu'on rencontre dans une foule de cas.*

Il est difficile de pas admettre que l'assise en question soit autre chose que la *matrice* de l'épaississement principal. Nous voyons en effet qu'elle est particulièrement régulière et développée partout où ce dernier est lui-même plus saillant; il apparaît d'ailleurs comme formé de couches successives, son aspect est absolument celui d'une substance sécrétée, dont la formation procède irrégulièrement et subit des ralentissements et des accélérations.

La comparaison de ces tissus avec du cartilage s'impose naturellement à l'esprit. La dénomination de *tige cartilagineuse* est d'ailleurs très généralement employée pour l'organe que nous étudions. Il ne faut pas cependant se laisser entraîner à des conclusions trop absolues par suite d'une simple analogie de consistance. L'épaississement en lui-même n'est pas un *tissu:* il ne contient pas trace de cellules : c'est une

substance dont le mode de production rappelle celui de toutes les substances cuticulaires. Néanmoins, la comparaison avec le cartillage peut se soutenir si l'on considère non pas la portion rigide, mais le tissu adjacent. Je montrerai d'ailleurs plus loin qu'il existe tous les passages chez les Prosobranches entre le cartilage proprement dit et le tissu conjonctif ordinaire.

Quelle que soit la dénomination à laquelle on doive définitivement s'arrêter, les notions suivantes demeurent acquises à mon avis : *la tige rigide qui soutient la branchie est anhiste et formée de couches concentriques de nature analogue à celle de la substance fondamentale générale du tissu conjonctif. Elle semble sécrétée par la face externe de cellules disposées en une couche régulière et analogues aux cellules vésiculaire qu'on rencontre en abondance dans le tissu conjonctif.*

§ 4. — Organe de Spengel de l'Haliotide.

On sait depuis longtemps que sur chacune des branchies de l'*Haliotis tuberculata*, le long du bord libre du support branchial, existe une traînée jaunâtre ou brunâtre, due à la présence de granulations pigmentaires dans l'épithélium (NE, fig. 16). Dans l'épaisseur du support branchial extérieur, comme l'a montré M. de Lacaze-Duthiers (*16*) se trouvent deux nerfs, l'un externe (NI, fig. 14), l'autre interne (NE), situés tous deux non loin de la surface. « On peut les voir au fond du vaisseau efférent en enlevant les feuillets branchiaux par le vaisseau afférent. » Ces deux nerfs partent du ganglion branchial volumineux situé au point d'insertion de chaque branchie. Pour Spengel le ganglion et le nerf représentent l'organe olfactif :

Dans sa monographie de l'Haliotide, M. Wegmann (55) discute l'opinion de Spengel et déclare ne pouvoir admettre que l'organe en question soit un organe sensoriel. L'auteur indique sur le bord libre du support branchial « deux séries de papilles larges et hautes qui s'écartent vers la partie in-

férieure et semblent embrasser le ganglion tandis qu'elles s'approchent vers le sommet de la branchie... Les papilles ressemblent à de très petites feuilles branchiales ; au sommet seulement elles se détachent un peu les unes des autres ; pour le reste elles sont accolées les unes aux autres et empâtées dans un tissu général. Cependant il y a toujours une trace de séparation très nette qui consiste en une mince bandelette transversale claire bordée par deux lignes droites. » Cette disposition est figurée par M. Wegmann dans un dessin qui, à la vérité est tellement schématisé qu'il m'a été impossible de retrouver dans la réalité la disposition qu'il représente (1).

« Ces feuillets soudés sont revêtus d'un épithélium cylindrique cilié. Au-dessous de ces papilles dans l'épaisseur du support branchial se trouvent des lacunes du réseau veineux indiqué plus haut. Quant à l'innervation, je n'ai pas réussi à voir pénétrer dans les papilles des branches du nerf principal, mais ce dernier est tellement grand et évident que je n'hésite pas à admettre ce fait. »

Ce dernier argument me semble au contraire insuffisant ; la pénétration du nerf dans l'épithélium existe en réalité ; mais il n'en est pas de même des papilles que l'auteur décrit partout avec détail. M. Wegmann s'appuie, d'autre part, sur l'observation de Cunnigham sur la Patelle ; dans cet animal, dit l'auteur anglais, « on voit sur les coupes une structure cellulaire surmontée par du tissu conjonctif et divisée par des trabécules en compartiments de grandeur variable. Ceci peut être le rudiment branchial, mais il est au-dessous de l'épithélium et n'est pas une formation spéciale de lui ».

Or, ajoute M. Wegmann, « pour mon compte, je crois que c'est une branchie rudimentaire, et c'est justement l'Haliotide qui me permet de soutenir cette hypothèse. Elle offre dans les appareils les plus différents tant de rapport avec les Lamellibranches que ce me semble tout naturel d'y trouver

(1) *Arch. de zool. exp.*, 2e s., t. II, pl. XVI, fig. 15.

deux branchies rudimentaires à côté des deux autres bien développées... Mais pour prouver cette hypothèse, il ne suffit pas d'étudier la structure de l'organe ; il faut voir son développement et établir ses rapports morphologiques. »

Je pense établir au contraire dans la description qui va suivre qu'une étude attentive de la structure de l'organe litigieux *suffit parfaitement* pour réduire à néant l'hypothèse des branchies rudimentaires. Mais cette structure diffère absolument de celle qui se manifeste chez la Patelle. Dans ce dernier animal, existe en réalité le tissu lacuneux décrit par Spengel, Cuningham et Ray Lankester : rien de semblable n'existe chez l'Haliotide : tout le tissu sous-jacent à l'épithélium est précisément de beaucoup *le plus compact* que j'aie rencontré chez les Prosobranches. En tout cas, ce sont précisément ces organes en litige qui devraient appeler l'observation la plus minutieuse, surtout quand on croit devoir s'appuyer sur leur existence pour trouver des caractères de transition entre deux classes nettement séparées.

Toutes ces raisons justifient, je l'espère, la description détaillée que je vais présenter de l'organe de Spengel de l'Haliotide, le plus différencié du groupe des Diotocardes.

Examinée extérieurement, la bandelette qui constitue la partie épithéliale de l'organe de Spengel se décompose en deux régions distinctes :

Dans la première (au niveau AB, fig. 16 et fig. 17), elle figure un bourrelet légèrement saillant, nettement limité à droite et à gauche, et situé sur la *face inférieure* du support branchial ; cette partie s'étend depuis le ganglion branchial jusqu'au point où le support branchial se détache définitivement du manteau. A la loupe ou au microscope, les deux bords du bourrelet apparaissent pigmentés et la ligne médiane plus claire. Dans la seconde région au niveau CD, (fig. 16, et fig. 18), l'épithélium en question passe sur le tranchant du support branchial : la distinction entre la portion pigmentée et la portion claire s'atténue sensiblement. Nulle part on ne peut observer de l'extérieur la

moindre trace de papille ou de repli. Cela posé, effectuons des coupes transversales dans toute la longueur du support branchial.

Sur l'une quelconque de ces coupes, nous distinguerons immédiatement dans le support branchial deux parties de structure extrêmement différentes.

Les lamelles branchiales ne s'insèrent pas sur toute la largeur du support : elles laissent libre une petite portion située précisément du coté efférent, dans le voisinage de l'organe de Spengel (de NE à NI, fig. 14). Toute la région qui donne insertion aux lamelles branchiales est une lame longue et étroite, occupée par un tissu spongieux et lâche (de NI à NA, fig. 14).

La partie libre, au contraire, est beaucoup plus épaisse et renferme une substance compacte présentant fort peu de lacunes. Je décrirai avec soin ce tissu dans le chapitre relatif au tissu conjonctif. Les deux nerfs sont dans des lacunes aux deux extrémités de cette masse compacte. Tous deux sont enveloppés du névrilème habituel.

Le ganglion branchial est aussi dans une lacune à laquelle aboutissent les lacunes irrégulières du manteau et celles qui correspondent à chaque nerf. Il est constitué principalement par des faisceaux volumineux de fibres nerveuses, très irrégulièrement entre-croisés et laissant peu de place pour la substance ponctuée de Leydig. Les lamelles sont aussi très peu abondantes, disposéss sur une seule rangée à la périphérie du ganglion, en quelques points seulement sur deux rangées. Elles sont petites, leurs noyaux mesurant 5-12μ environ et leur prolongement principal est nettement visible. Le ganglion est juste à égale distance des deux faces du support branchial, le tissu tout autour est compact, la lacune périnervienne très étroite.

Suivons maintenant le trajet du nerf respirateur *externe* (nerf olfactif de Spengel et Bouvier). Il présente quelques cellules nerveuses à son origine ; elles deviennent bientôt de plus en plus rares. La lacune périnervienne est considérable

et limitée par des faisceaux musculaires importants. Le nerf se porte rapidement à la face interne du support branchial, et ne tarde pas à s'accoler immédiatement à la membrane basilaire dont il n'est séparé que par un mince névrilème.

On voit alors sur les coupes, avec la plus grande facilité, de *volumineux faisceaux nerveux* traverser la membrane basilaire et entrer dans l'épithélium. Ce fait se renouvelle un très grand nombre de fois, à intervalles irréguliers, tout le long du trajet du nerf, depuis le ganglion jusqu'à la pointe externe de la branchie (fig. 17 et 18). Les premiers faisceaux qui passent sont les plus importants, et j'en ai observé un qui ne mesure pas moins de 50 μ de largeur, le nerf en ayant lui-même 120 en cet endroit.

Rien n'était donc simple comme la disposition des faisceaux neuro-épithéliaux, et Spengel les a observés exactement, quoique sa description soit un peu rudimentaire. Quelques faisceaux à peine partent du ganglion lui-même : la plupart se détachent du nerf après sa sortie du ganglion.

Il reste à expliquer la présence des deux lignes pigmentées qui ont tant frappé M. Wegmann. Cela est bien facile. Les faisceaux nerveux qui passent à l'épithélium, pris dans leur ensemble d'un bout à l'autre de l'organe, peuvent en effet être considérés comme rangés suivant deux lignes longitudinales (fig. 17), les uns se portant à droite et les autres à gauche du nerf principal, sans toutefois se correspondre forcément deux à deux. Le nerf principal est sous-jacent à la portion médiane du bourrelet épithélial dont nous avons parlé. Or l'épithélium est presque toujours un peu plus pigmenté aux points où aboutissent les filets nerveux ; nous en avons vu des exemples frappants dans l'organe de Spengel de la Cassidaire. De là vient l'aspect observé dans le cas présent. Mais il est facile de constater que dans toute la largeur du bourrelet l'épithélium présente sensiblement la même hauteur ; il est à peine un peu plus élevé vers le centre, et la courbure est régulière (fig. 17). La membrane basilaire,

de son côté, est tout à fait lisse ; elle ne présente pas même les replis et les crêtes qu'on y rencontre ailleurs. Sur le passage des faisceaux nerveux, elle s'interrompt purement et simplement et le nerf passe accompagné d'un névrilème très mince qui disparaît bientôt. La couche musculaire de son côté est continue, et le tissu conjonctif compact tout autour de la lacune. Je me crois donc autorisé à affirmer que dans l'Haliotide *il n'existe aucune disposition* qui rappelle de près ou de loin l'existence de *papilles* dues soit à des proéminences de l'épithélium, soit à un empâtement quelconque de lamelles dans du tissu conjonctif. Il n'y a donc pas là, à proprement parler, un organe distinct ; l'organe de Spengel n'est qu'une région de l'épithélium où aboutissent des filets nerveux : il ne peut pas être considéré comme une branchie rudimentaire. Ainsi tombe l'un des arguments que l'on peut présenter pour une parenté trop immédiate entre l'Haliotis et les Acéphales.

L'organe de Spengel n'en est pas moins intéressant pour cela et nous devons pousser aussi loin que possible son étude histologique.

A son entrée dans l'épithélium, le faisceau nerveux, s'il est volumineux, peut envoyer immédiatement une branche perpendiculaire à la membrane basilaire. D'ordinaire il côtoie extérieurement celle-ci, en gardant un diamètre considérable et écarte sur son passage les cellules ciliées qui sont disposées par petits groupes autour de lui. Il peut se diviser en branches secondaires encore volumineuses. Sur tout son trajet, après un parcours assez restreint, il commence à se résoudre en fibres qui aboutissent à des cellules multipolaires groupées en petits amas dans l'intervalle des cellules ciliées. Tout ce système aboutit en définitive à un réseau de fibres absolument analogue à celui qui constitue le nerf lui-même, ou encore la substance ponctuée de Leydig, mais avec des mailles plus larges, ce qui rend l'observation relativement plus facile. Par cet ensemble de fibres anastomosées et reliées d'une part aux nerfs, de l'autre aux cel-

lules multipolaires, le réseau nerveux inter-épithélial est *absolument continu* sur toute l'étendue du bourrelet cilié, dans toute sa longueur et dans toute sa largeur (fig. 7). On perçoit nettement sa limite des deux côtés aux points où presque subitement l'épithélium redevient court et formé de cellules courtes, unies entre elles à leur base aussi bien qu'à leur extrémité distale. Les cellules ciliées du bourrelet sont au contraire très effilées et très grêles, isolées les unes des autres ou groupées par petites masses, et soudées seulement par la partie tout à fait voisine des plateaux. Les noyaux sont allongés, peu granuleux, situés à toutes les hauteurs, et ces portions terminales des cellules contiennent de fines granulations pigmentaires qui donnent à l'organe sa teinte jaunâtre. Ajoutons que çà et là se trouvent quelques cellules mucipares.

A mesure qu'on examine des régions de plus en plus rapprochées de la pointe de la branchie, on voit le bourrelet cilié trancher moins vivement sur l'épithélium environnant (fig. 18); ses limites sont moins distinctes, et lorsqu'on atteint la portion libre du support branchial, où l'on trouve le nerf tout à fait au sommet de l'angle, l'épithélium de l'organe olfactif passe insensiblement à celui qui tapisse les deux faces du support. Il est toutefois beaucoup plus élevé; les cellules sont même notablement plus longues que dans la première région ; mais le nerf est un peu plus grêle, les faisceaux qui traversent la membrane basilaire sont plus petits et plus rapprochés, le nombre des cellules multipolaires est plus restreint. Mais en somme la disposition générale est absolument la même (1).

Il nous reste encore à rechercher comment se comporte, au point de vue de l'innervation, l'autre bord du *support branchial*, celui qui contient le *vaisseau afférent* et qu'on voit, sur chaque branchie, sur la face libre, entre les deux rangées de feuillets (NA, fig. 14).

(1) L'échelle relative à la figure 17 a été numérotée inexactement : au lieu de 50μ, lire 80μ.

Un coup d'œil jeté sur cette région nous permet de reconnaître une différence notable avec le bord efférent du même support. Tandis que ce dernier, dans sa partie libre, est excessivement court et vient rapidement se rattacher avec le manteau, le bord afférent s'étend, sous forme d'un bourrelet saillant jusqu'à l'extrémité postérieure de la branchie (fig. 80). Les parois en sont nettement accusées et on peut même y observer une face presque plane limitée par deux angles, tandis que la section du bord efférent était tranchante. De plus, dans la région de la fausse branchie, une masse abondante de tissu conjonctif compact séparait le vaisseau du bord de l'organe ; le vaisseau afférent au contraire est limité par des formations conjonctives peu développées, sauf aux deux angles dont je viens de parler.

L'innervation de cette région n'a jamais été décrite, elle est, il est vrai, assez difficile à découvrir à cause de la finesse des filets qu'on y rencontre ; mais il était indispensable pour nous de les rechercher. Pour voir *sans coupes* les nerfs du bord afférent, il faut fendre toute l'épaisseur du support branchial, et rabattre les lamelles respectivement à droite et à gauche, de manière à n'avoir plus que l'épaisseur de la paroi du vaisseau à examiner par transparence (fig. 33). Si la branchie a été bien préparée (acide picrique, alcool, puis acide oxalique), si l'on a nettoyé avec soin l'intérieur et l'extérieur du vaisseau de manière à se débarrasser du sang et de l'épithélium, enfin si les tissus sont bien tendus, sur un fond noir, on aperçoit avec une forte loupe *trois nerfs* n_1, n_2, n_3, qui règnent d'un bout à l'autre de la branchie. Le plus volumineux, n_1, est vers le milieu du vaisseau; il décrit quelques sinuosités à droite et à gauche, et envoie des filets relativement gros, mais peu nombreux, aux deux nerfs latéraux, bien moins volumineux. Ceux-ci, n_2, n_3, sont disposés d'une façon symétrique, légèrement en dedans de chacun des deux épaississements latéraux déjà décrits. Ils sont rectilignes si l'on considère leur direction générale, mais en réalité ils décrivent des zigzags de faible

amplitude sans s'écarter beaucoup du bord du vaisseau. En examinant avec soin l'étroite bande comprise entre l'un de ces nerfs et le bord extrême du vaisseau, sur lequel s'insèrent les lamelles branchiales, on voit que cette bande est traversée par une foule de très petits nerfs, disposés en séries parfaitement régulières et allant du nerf marginal aux feuillets de la branchie. Chacun d'eux aborde un des feuillets par la tranche, continue son trajet le long du bord afférent, contourne tout le feuillet et vient aboutir de l'autre côté du support au nerf interne que nous avons déjà étudié. Nous reviendrons sur ces petits nerfs à propos de l'histologie des feuillets branchiaux. Les coupes transversales permettent de vérifier sans difficulté toute cette description (NA, fig. 14). Tous ces filets nerveux sont compris dans l'épaisseur de la membrane conjonctive résistante et compacte qui forme l'enveloppe d'un vaisseau ; ils ne sont donc pas libres dans l'espace sanguin, comme c'était le cas pour le nerf unique de la Fissurelle.

Aucun des trois nerfs n'envoie de filet à l'épithélium. La gaine continue et résistante qui contient dans son épaisseur les nerfs et les fibres musculaires, ne présente pas d'autres perforations que celles qui livrent passage aux nerfs d'anastomose et aux filets des lamelles branchiales. On y trouve de petites cellules vésiculaires, facile à reconnaître et impossible confondre avec un nerf coupé transversalement. Il n'y a donc rien qui permette de soupçonner une interruption du tissu conjonctif pour le passage des faisceaux nerveux. Il pourrait cependant arriver que les fibres nerveuses fussent isolées et fournissent un trajet plus ou moins long à travers la substance fondamentale sans l'interrompre. Le fait, assez rare pour les cas analogues à celui qui nous occupe, se trouve cependant en particulier dans l'organe de Lacaze-Duthiers.

Ici l'on aperçoit effectivement, avec un grossissement suffisant des fibrilles délicates, abondantes surtout dans les régions marginales épaisses, mais elles appartiennent à des

éléments propres du tissu conjonctif, à noyau très petit et brillant, à prolongement allongé et plus ou moins bifurqué. En suivant ces prolongements on les voit se perdre dans différentes directions, sans aboutir au nerf ou à l'épithélium. Je puis donc conclure que *chez l'Haliotide les trois nerfs qui courent parallèlement le long du vaisseau afférent sont destinés uniquement à relier les filets des lamelles branchiales et n'envoient aucun filet à l'épithélium.*

Tout le long du bord afférent, les cellules sécrétrices se rencontrent avec une abondance exceptionnelle. Le fait à retenir, c'est donc la *différenciation très prononcée du bord branchial afférent en vue d'une fonction sécrétrice.* Ce fait, déjà signalé chez les autres familles, est ici porté à son maximum.

Résumé. — Il ne nous reste plus qu'à résumer brièvement tous les faits contenus dans ce chapitre pour montrer la différenciation progressive de l'organe de Spengel dans la série des Diotocardes.

Chez les *Fissurellidés* il est impossible d'admettre l'existence d'un organe ou même d'une région uniquement différenciée en vue d'un rôle sensoriel. Tout le long de la partie libre du support branchial, aussi bien du côté afférent que du côté efférent, règne un nerf, très voisin de l'épithélium, et y émettant des filets grêles. Ces filets aboutissent à des cellules neuro-épithéliales semblables à celles que nous avons trouvées chez la Cassidaire. Mais les deux nerfs en question donnent aussi naissance à tous les filets destinés à chacune des lamelles branchiales : ils ne sont donc pas adaptés seulement à des fonctions sensorielles.

Chez les *Néritidés*, il n'existe pas de ganglion branchial. mais le nerf est ganglionnaire sur une longue étendue avant d'arriver à la région des feuillets, c'est cette région qui est sensorielle. Dans les *Fissurellidés* au contraire existe un véritable ganglion, mais qui n'envoie pas de filets à l'épithélium. La Fissurelle nous montre un premier degré de différenciation du bord *afférent* ou région sécrétrice.

Les *Trochidés* et les *Haliotidés* forment un groupe naturel où la différenciation s'accentue. Il existe au bord efférent, deux nerfs distincts, l'un pour l'épithélium, l'autre pour les feuillets branchiaux : ces deux nerfs se rejoignent à la pointe de la branchie, et le nerf unique ainsi formé se réfléchit le long du bord afférent ; chez l'Haliotis, deux petits nerfs parallèles à ce dernier, relient les filets qui contournent chacune des lamelles. Le ganglion branchial et le gros nerf externe envoient des filets volumineux à l'épithélium ; le dernier renferme un réseau nerveux externe très développé chez l'Haliotide, et de nombreuses cellules sensorielles ; il est même renflé en un bourrelet qui, dans sa partie postérieure, est nettement délimité. L'épithélium du bord afférent contraste fortement avec le précédent par l'abondance des cellules sécrétrices et l'absence d'éléments sensoriels. L'Haliotide présente une complication et un degré de perfectionnement supérieurs aux Trochidés. En somme, dans le cas présent, puisqu'un nerf spécial dessert l'épithélium, on peut dire qu'il existe une région de la branchie différenciée en un *organe spécial* plus ou moins bien adapté à des fonctions sensorielles.

CHAPITRE III

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DE L'ORGANE DE SPENGEL DES MONOTOCARDES.

Entre les deux grandes subdivisions des Prosobranches, Diotocardes et Monotocardes, les termes de transition sont assez nombreux et permettent d'établir avec certitude l'homogénéité de l'ordre tout entier. Cependant, il faut l'avouer, il n'existe pas un seul animal qui puisse, par tout l'ensemble de son organisme, être considéré sans restriction comme *type de passage*. Il est facile de trouver des espèces où un organe déterminé présente des caractères intermédiaires entre les dispositions typiques de chacune des séries ;

mais l'examen des autres caractères anatomiques vient toujours faire cesser l'hésitation, et ces espèces viennent toujours se ranger nettement dans l'une ou l'autre des séries. Or, il est remarquable que tous les genres qui offrent ces caractères de transition, présentent d'autre part des particularités qui ne se retrouvent nulle part ailleurs dans les deux groupes.

Quelques exemples feront comprendre ce fait important à établir. Au point de vue du système nerveux, les *Paludinidés* offrent la plupart des particularités spéciales aux Diotocardes : commissure labiale, commissures nombreuses entre les bandelettes pédieuses, ganglions palléaux plus rapprochés des ganglions pédieux que des cérébroïdes, etc. (voir Bouvier (*61*), p. 72). Mais la branchie est monopectinée, le cœur monotocarde, le rein unique et différent de celui des Diotocardes, la radula semblable à celle des Ténioglosses. La Paludine est donc bien un Monotocarde ; mais c'est avec la Valvée la seule forme pourvue d'un uretère. Le péricarde est démesurément développé ; le rein et l'organe de Spengel sont aberrants.

Les *Cyclophoridés* se rapprochent encore plus des Diotocardes que les Paludinidés par la disposition de certaines parties du système nerveux ; par d'autres, ils s'en éloignent davantage ; ce sont indiscutablement des Ténioglosses (*loc. cit.*, p. 80). Mais ils n'ont pas de branchie ni d'organe de Spengel.

Les *Néritidés* et les groupes voisins ont été considérés longtemps aussi comme types de transition : la branchie bipectinée des Nérites disparaît chez les Hélicinidés, et l'oreillette droite subit une dégradation qui aboutit à sa disparition complète. Le cœur cesse en même temps d'être traversé par le rectum. Le rein est unique, et s'ouvre au fond de la cavité palléale par une fente tout à fait semblable à celle que présentent les Monotocardes. Mais les caractères tirés de la radula (qui est rhipidoglosse), de la branchie et du cœur (diotocarde), font pencher la balance du côté des

Diotocardes. Enfin leur système nerveux ne nous conduit pas du tout à celui des Ténioglosses; il est complètement aberrant et présente le seul cas d'orthoneurie constaté avec certitude chez les Prosobranches.

On n'avait pas songé, jusqu'ici à chercher encore un type de passage chez les *Patellidés:* la Patelle, avec son système nerveux si voisin de celui des Fissurelles et des Haliotides, a été rapprochée, par MM. Fischer et Bouvier, des Monotocardes; les ressemblances semblèrent s'accroître quand on vit que les Tectures, dont la branchie est bipectinée, étaient des Patellidés. On les croyait d'ailleurs diotocardes. Mais récemment, M. Wegmann (55) a vu que le cœur n'a qu'une oreillette, et cette observation est confirmée par mon ami M. Rémy Perrier (67). Ce dernier trouve dans le rein des Patelles des traits d'organisations qui conduisent nettement aux Monotocardes et font de cet organe un intermédiaire très net entre le double rein des Ripidoglosses et le rein simple des Ténioglosses. Que la Patelle avec sa radula hérissée de dents en forme de poutres, avec ses branchies circumpalléales, soit un type aberrant, cela ne fait de doute pour personne. Elle présente cependant d'importantes particularités de chacun des deux groupes.



Enfin une petite famille, celle des *Valvatidés*, a, de son côté attiré l'attention des zoologistes : la Valvée possède une branchie bipectinée connue sous le nom de plumet. Mais le cœur est monotocarde; la branchie ne se prolonge pas en arrière de son point d'attache comme chez les Néritidés. Le système nerveux est très voisin de celui des Bithynies, la radule est Ténioglosse. Mais le rein est tout à fait spécial et, seule parmi les Prosobranches, la Valvée est hermaphrodite.

On pourrait encore trouver d'autres exemples. Si bien que, dans l'état présent de nos connaissancas, on peut dire : *Tout animal actuel qui présente des caractères de transition entre le groupe des Diotocardes et celui des Monotocardes, est aberrant par l'un quelconque de ses organes.*

Ce fait n'est d'ailleurs pas spécial aux Prosobranches; presque toutes les formes dites de transition entre deux groupes voisins bien *définis*, bien délimités, ont des tendances à s'écarter à la fois des deux, et présentent des organes aberrants. Ces formes sont en réalité les modifications dans un sens spécial et qui leur est propre de véritables formes de transition aujourd'hui disparues.

Il était indispensable de présenter ces considérations avant d'aborder l'étude de l'organe de Spengel des Monotocardes.

Nous savons maintenant, en effet, qu'il n'y a pas lieu de chercher un groupe qui soit exactement intermédiaire entre les deux grandes séries de Prosobranches; mais d'autre part, nous pouvons nous attendre à trouver, pour ce qui concerne l'organe de Spengel en particulier, des termes de transition: ces termes de passage entre les différentes formes d'un même organe pourront se manifester dans des genres qui ne seront pas tout à fait voisins, et qui seront probablement l'un de ces genres aberrants dont je viens de parler.

L'ordre dans lequel nous devons exposer cette étude s'impose à nous : il est un Monotocarde qui a gardé la branchie bipectinée des Diotocardes; c'est la *Valvée*. Qu'est devenu dans cet animal l'organe de Spengel? Est-il resté inclus dans le support branchial? est-il indépendant de la branchie? J'ai résolu ces questions dans la monographie que je viens de publier sur cet animal (*68*). Je ne rappellerai donc ici que les faits indispensables pour la comparaison avec les autres Prosobranches.

§ 1. — Organe de Spengel de la Valvata piscinalis.

Si l'on ouvre la cavité palléale d'une Valvée et qu'on examine le manteau et ses annexes avec un assez fort grossissement, on aperçoit d'abord : la *branchie*, nettement bipectinée, présentant de chaque côté une vingtaine de lamelles peu saillantes, arrondies, et n'occupant pas toute la largeur du support branchial (BF, fig. 70). On sait que l'animal a la

faculté de la faire sortir assez loin en dehors de la cavité palléale. Les lamelles cessent d'exister en arrière de la ligne d'insertion du support branchial sur le manteau : en cela la Valvée diffère essentiellement de tous les Diotocardes. La cavité palléale n'est pas ici divisée en deux par une cloison horizontale, et l'on ne peut pas supposer qu'il y ait dans la branchie une portion soudée comme chez les Trochidés, avec des lamelles dirigées du côté dorsal.

La région longue et étroite qui s'étend d'avant en arrière depuis la branchie jusqu'au fond de la cavité palléale, est une cavité tapissée d'épithélium, divisée en deux rampes parallèles par une cloison longitudinale, et qui dépend du *rein*, dont la poche principale occupe, comme d'habitude, le fond de la cavité palléale. L'une de ces deux rampes (celle de gauche, l'animal étant vu de dos) est un simple diverticule clos. L'autre est un canal excréteur qui s'ouvre très en avant, au fond du cul-de-sac que forment ensemble la branchie et le manteau, et un peu sur la droite.

A droite de la branchie se trouve le rectum, puis la masse des conduits génitaux et de leur annexes. A peu près au même niveau, mais soudé tout à fait au bord du manteau est le filet *tentaculiforme*.

Rappelons maintenant en quelques mots comment les organes palléaux sont innervés. Les ganglions palléaux sont accolés aux cérébroïdes : tout le monde est d'accord sur ce fait. Il est impossible aujourd'hui aussi de ne pas considérer comme représentant le ganglion *sus-intestinal*, une masse pyriforme située sur le plan médian, mais dirigée de droite à gauche : elle est soudée au ganglion palléal droit et donne naissance a deux nerfs : l'un d'eux, qui a été vu par tous les observateurs, est le nerf branchial, c'est le plus gros de l'organisme. L'autre est la commissure viscérale. J'ai pu trouver de chaque côté les anastomoses palléales de Bouvier.

Cela posé, je reproduis le résumé de la description que j'ai donnée ailleurs (*68*) de l'organe de Spengel. « *Le nerf*

branchial, un des plus gros de l'organisme, se bifurque avant d'atteindre la branchie. Le rameau antérieur se renfle en un ganglion fort petit, mais très net, d'où partent deux nerfs palléaux et des filets épithéliaux. Les cellules de Flemming sont très abondantes dans cette région (fig. 71). *Le rameau (nb) qui pénètre dans la branchie (homologue du nerf olfactif des Diotocardes) est aussi sensoriel, mais à un moindre degré; il cesse de l'être sur le bord afférent du support branchial. L'organe de Spengel est par conséquent divisé en deux, et la portion la plus importante est voisine de la branchie, mais en est indépendante.* »

Les faits qui précèdent paraîtront, je l'espère, dignes de quelque intérêt: ils nous montrent pour la première fois la *localisation des cellules sensorielles* se faisant en un point déterminé, situé en dehors de la branchie. Ce petit ganglion, distinct du ganglion sus-intestinal, comme la fausse branchie des Monotocardes, est pour moi le *rudiment* de ce dernier organe. D'autre part, l'organe de Spengel des Distocardes est aussi représenté.

La Valvée, par son système nerveux, se rapproche des Bithynies et son organe de Spengel nous conduit à l'organe de Spengel filiforme et encore peu différencié des Littorinidés et des Bithynidés qu'il convient maintenant d'étudier.

§ 2. — **Organe de Spengel de la Littorine.**

Dans les Littorinidés l'organe de Spengel est un long cordon saillant, un peu renflé vers son milieu, au point où aboutit le nerf principal qui la dessert (*nerf olfactif* de Spengel) (fig. 34). Sa structure est des plus simples. Une section transversale (fig. 20) montre au centre un faisceau nerveux entouré d'un névrilème distinct qui les sépare d'un sinus sanguin longitudinal. La membrane de soutien est très épaisse et traversée de nombreuses fibres. Sa surface n'est pas lisse, mais présente sur les deux côtés des saillies irrégulières, où la couche musculo-conjonctive est épaissie et où s'engagent de courtes branches du faisceau

nerveux. Au sommet de ces saillies sont percés les petits orifices par où les nerfs pénètrent dans l'épithélium (fig. 31). Ce dernier tissu mérite d'arrêter notre attention. Sur toutes les régions avoisinantes on trouve déjà des éléments épithéliaux très étroits et relativement longs, mais quand on arrive au bourrelet, on voit les cellules de revêtement s'allonger et s'amincir démesurément, en s'inclinant de manière à être couchées sur le bourrelet (fig. 20). La longueur des plus grands de ces éléments n'est pas moindre de 75 μ; le noyau, très grêle, a 1 μ de large, sur 10 à 12 de long. Les noyaux sont disposés à tous les niveaux, généralement plus près des plateaux que de la base; ils sont élargis et tronqués à leur extrémité distale. Les plateaux sont ciliés; on rencontre çà et là quelques cellules sécrétrices. Quand on arrive vers le milieu du bourrelet, on voit la longueur des cellules de revêtement décroître brusquement, et les dimensions transversales augmenter, si bien qu'on se trouve en présence des cellules cylindriques ordinaires. On rencontre les cellules de Flemming vers la région intermédiaire, c'est-à-dire sur les deux côtés. Je ne crois pas qu'il puisse exister de cellules sensorielles dans la région où les éléments sont précisément plus allongés, car non seulement je n'ai pu réussir à en découvrir, mais de plus aucun nerf n'est adjacent à l'épithélium à ce niveau. Le sens dans lequel sont inclinées les cellules rend d'autre part improbable l'hypothèse d'après laquelle ces éléments dépendraient d'un réseau nerveux inter-épithélial situé plus près du plan médian de l'organe. La région sensorielle, selon toute probabilité est donc limitée à peu près aux deux faces latérales du bourrelet.

Quelques mots maintenant sur la structure du cordon nerveux. Nous sommes en présence d'un *nerf* et non d'un *ganglion*. Les cellules ganglionnaires sont en effet tellement rares que sur la plupart des coupes transversales on n'en aperçoit aucune. Pour plus de sûreté j'ai fait aussi des coupes longitudinales et j'ai aperçu quelques noyaux vers la périphérie du faisceau. La substance ponctuée manque d'ailleurs

complètement et en tous les points la structure fibrillaire est reconnaissable. Donc, malgré son apparence de ganglion, l'organe de Spengel de la Littorine n'est autre chose qu'un *nerf* assez volumineux, envoyant à travers un épais revêtement conjonctif de courtes branches qui aboutissent à des cellules de Flemming. J'ai dû renoncer à trouver un réseau nerveux intra-épithélial.

Bithynia tentaculata. — J'ai examiné avec soin l'organe de Spengel de ce Mollusque, espérant y trouver quelque caractère le rapprochant soit des Valvées, soit des Paludinés : il n'en est rien. C'est au type de la Littorine qu'il faut rapporter la fausse branchie de la Bithynie. L'organe est seulement un peu plus ramassé, plus gros par rapport à sa longueur, plus renflé au point où arrive le nerf principal. D'ailleurs les cellules nerveuses sont encore rares. Il n'y a pas trace d'invagination épithéliale.

La même remarque s'applique aux *Rissoa*, dont l'organe de Spengel est identique à celui de la Bithynie. Celui du *Planaxis sulcatus* est semblable à celui de la Littorine.

Cyclostoma elegans. — L'organe de Spengel du Cyclostoma elegans a été étudié avec le plus grand soin par M. Garnault (*63*). Les quelques pages que cet anatomiste consacre à cet organe sont jusqu'ici les seules qui nous aient donné des renseignements précis sur les terminaisons nerveuses dans l'organe de Spengel des Prosobranches; j'ai repris à mon tour l'étude de ce même animal, et je n'ai qu'à renvoyer à la description de M. Garnault. Je tiens à faire ressortir quelques points importants. — « Les parties périphériques du filet nerveux qui sont formées par une couche de cellules ganglionnaires. Il paraît avoir à peu près la même taille sur toute sa longueur. » On voit donc que la structure ganglionnaire, commence à s'accuser ici. — La description et les figures que donne M. Garnault relativement aux cellules neuro-épithéliales concordent au plus haut point avec celles que j'ai présentées moi-même à diverses reprises, et je ferai remarquer que la forme qu'il reproduit en *c*, *d*, *e* (fig. 48,

pl. 7) et qu'il déclare plus rare que les autres formes, se rencontre assez fréquemment dans l'organe de de Lacaze-Duthiers des Pulmonés et dans les cul-de-sac de la Paludine : j'en ai aussi trouvé quelques exemples dans l'Haliotide ; il s'agit d'éléments où la tête n'est pas distincte du col et où toute la partie dorsale est cylindrique, tandis que le corps de la cellule, contenant le noyau, est très renflée. Enfin M. Garnault insiste avec raison sur l'analogie de ces éléments neuro-épithéliaux avec ceux du tentacule.

L'organe de Spengel est, pour M. Garnault, un organe olfactif au premier chef. J'ajouterai seulement qu'il ne diffère de celui de la Littorine que par l'adjonction d'un grand nombre de cellules ganglionnaires.

§ 3. — Organe de Spengel des Vermétidés, Cerithidés, Strombidés.

Vermetus gigas. — On a vu plus haut que c'est à propos du *Vermetus gigas* que M. de Lacaze-Duthiers a, en 1860, attiré d'une manière toute spéciale, l'attention sur le bourrelet allongé qu'on rencontre près de la branchie. Depuis cette époque l'étude du Vermet n'a pas été reprise, et Spengel se borne à constater que l'*organe olfactif* du Vermet n'est autre chose que le bourrelet signalé par M. de Lacaze-Duthiers.

L'organe de Spengel du Vermet est bien plus allongé que celui de la Littorine, mais bien moins cependant que celui des Strombidés ; il règne le long de la branchie sur une longueur égale sensiblement au tiers de cet organe. On n'y rencontre pas les saillies irrégulières que nous allons trouver chez les Chénopidés et les Strombidés : il est simplement filiforme, mais sa structure, comme vont nous le montrer les coupes transversales, marque une différenciation plus grande que dans le cas de la Littorine (fig. 21).

La structure de la partie centrale est encore celle d'un nerf; cependant les cellules nerveuses y sont assez abondantes, sans cependant être disposées en couche continue. Des faisceaux *très volumineux* (*r*) se détachent sur les deux

côtés et pénètrent dans l'épithélium en produisant dans la membrane de soutien des perforations aussi nettes que celles que j'ai figurées dans la figure 21 : j'ai représenté une coupe passant précisément par deux faisceaux épithéliaux à la fois; je ne crois pas cependant que les faisceaux des deux côtés soient toujours exactement en regard l'un de l'autre.

Sur le milieu du bourrelet on trouve des cellules épithéliales indifférentes, presque cylindriques, larges, à noyaux ovales assez épais : le protoplasma est riche, les cellules serrées, sans aucun intervalle. Au contraire, aux endroits où aboutissent les faisceaux nerveux, on aperçoit une multitude de noyaux, appartenant pour la plupart à des cellules fusiformes laissant entre elles de nombreux intervalles. Les fibres nerveuses pénètrent profondément dans l'épaisseur de l'épithélium, et là se résolvent en un réseau semé de cellules multipolaires très nombreuses, situées même parfois non loin des plateaux et continues d'un bout à l'autre de l'organe (*ri*). La plupart des noyaux appartiennent à des cellules de Flemming à long col, à pédoncule grêle issu généralement du réseau, mais dont quelques-uns aboutissent peut-être directement au faisceau nerveux : leurs têtes se voient nettement entre les plateaux de cellules ciliées. Quant à ces dernières, on les voit, en examinant les coupes successives, s'insérer sur la membrane de soutien, au pourtour de la perforation produite par le passage du nerf et se rejoindre par leurs extrémités distales, laissant ainsi entre elles un espace dont le contour est d'une netteté frappante et qui contient uniquement des éléments nerveux.

En suivant ces coupes successives à tous les niveaux, on établit, sans erreur possible, la continuité de ces deux bandes sensorielles, celle du réseau des fibrilles : les cellules de Flemming se voient aussi à tous les niveaux.

Donc l'*organe de Spengel du Vermet* est caractérisé par l'existence de deux bandes sensorielles symétriques ininterrompues, desservies par de forts faisceaux nerveux, riches en éléments ganglionnaires et en cellules neuro-épithéliales :

les régions sensorielles sont nettement séparées des régions indifférentes qui les limitent.

b. Strombidés. — La série des Strombidés comprend trois familles extrêmement voisines, les Chénopidés, les Struthiolaridés et les Strombidés proprement dits. M. Bouvier a même mis en lumière quelques caractères intéressants de l'organe de Spengel. Dans ce groupe étendu, il fait observer qu'on trouve des termes de transition entre les fausses branchies filiformes et les fausses branchies bipectinées.

Dans tous les animaux étudiés appartenant à cette série l'organe de Spengel est extrêmement allongé : il pénètre en avant plus ou moins profondément dans le siphon, se rapproche de la branchie, et après un coude brusque, se porte en arrière, parallèlement à cet organe jusque dans le voisinage du cœur. Il est constamment compris dans une gouttière limitée de part et d'autre par des saillies musculaires, et, dans l'intérieur de cette gouttière, décrit des sinuosités plus ou moins accentuées.

Examinons tout d'abord le *Chenopus pes carbonis* : j'ai reçu de nombreux individus vivants de cette espèce, qui ont été dragués dans le voisinage d'Arcachon. L'organe de Spengel y présente la forme d'un cordon saillant, formant des sinuosités irrégulières (fig. 35). Au microscope, sa surface apparaît comme hérissée de crêtes longitudinales irrégulières et de mamelons peu prononcés. La structure histologique ne diffère pas de celle du Cyclostome : il y a une assez grande quantité de cellules ganglionnaires; la membrane de soutien est très épaisse, et les filets neuro-épithéliaux sont disposés sans aucun ordre.

Dans les *Strombus* proprement dits, apparaissent, le long des bourrelets, de très petites lamelles latérales, d'abord dans la partie qui avoisine le siphon, et qui est la plus volumineuse (*S. gigas*, *S. luhuanus*) et tout le long du bourrelet dans les autres espèces.

Le *Pterocera lambis* offre le dernier degré dans cette série progressivement différenciée. L'enroulement extrême de l'a-

nimal a eu pour résultat de reporter le siphon assez loin de la branchie, et par suite la portion de la fausse branchie qui s'étend entre le bord du manteau et la branchie se trouve allongée d'une façon anormale. C'est encore cette dernière partie qui est la plus volumineuse. En se réfléchissant ensuite en arrière, le bourrelet décrit des sinuosités irrégulières extrêmement prononcées, se portant brusquement à droite et à gauche (fig. 37). La longueur totale de cette seconde portion du bourrelet se trouve ainsi au moins quatre fois plus grande que s'il s'étendait en droite ligne le long de la branchie. Mais là ne s'arrête pas la disposition destinée à augmenter l'étendue de la région nerveuse en contact avec l'extérieur. Tout le long du bourrelet se trouvent, de chaque côté, de véritables arborescences, de longueur et de forme variées, et dont j'aire présenté, dans les figures 37 *a* et *b*, les plus importantes, appartenant à la région antérieure (*a b*, fig. 37).

Vue au microscope, l'une de ces arborescences se décompose en lamelles plus ou moins triangulaires, dont un côté s'insère sur la surface même du manteau, et dont le bord libre est occupé par les branches d'un nerf issu du bourrelet principal. Il n'y a aucune régularité dans le nombre et la disposition de ces lamelles; elles sont plus nombreuses vers la région antérieure de l'organe.

Le *Strombus bubonius* (fig. 36) offre une disposition tout à fait exceptionnelle. L'organe de Spengel, dans toute sa moitié antérieure, est très épais, presque dépourvu de sinuosités, et muni de part et d'autre de lamelles saillantes, rudimentaires, mais distinctes. En arrière, vers le milieu de la longueur de la branchie, il se rétrécit et se divise en deux branches grêles qui se résolvent rapidement en un réseau dont la complexité défie toute description (fig. 36, 36 *a*). Ce réseau est nettement limité par deux branches disposées à angle aigu. Vus au microscope, les filets qui déterminent ce réseau sont peu sinueux, irrégulièrement anastomosés. La plupart des mailles sont fermées; quelquefois cependant

les filets se terminent brusquement sans rejoindre aucun des filets voisins.

Ce cas de multiplication de la surface nerveuse n'a pas d'analogue, et aucun terme de transition ne pouvait le faire prévoir. Quelle importance faut-il lui attribuer au point de vue de la classification? Y a-t-il lieu de faire *actuellement* pour le *Strombus bubonius* un genre spécial? je ne le pense pas. Lorsque Bouvier a créé pour le *Cerithium læve* un genre spécial (*Ceratoptilus*) parce que la fausse branchie était bipectinée au lieu d'être filiforme, il avait eu soin de faire observer que cet animal avait un système nerveux totalement différent de celui des vrais Cérithes. La dissection du *Strombus bubonius*, que je n'ai malheureusement pas pu faire, donnerait peut-être aussi des résultats intéressants.

Dans le *Terebellum*, l'organe de Spengel est encore un long filet sinueux, qui se porte d'abord en arrière et, après avoir atteint l'oreillette, revient brusquement en avant en longeant de près la branchie : il limite ainsi un large espace triangulaire sans organe. Il est hérissé dans toute son étendue de lamelles très serrées. Je me propose d'étudier bientôt l'anatomie de ce singulier animal, dont M. Fischer a mis avec la plus grande obligeance deux bons exemplaires à ma disposition.

M. Bouvier, qui a bien mis en évidence les analogies anatomiques de la série des Strombidés avec celle des Proboscidifères Siphonostomes, pourvus, comme on sait, d'une fausse branchie bipectinée, conclut ainsi (p. 188) : « C'est sans doute dans la famille (éteinte) des Columbellinidés qu'a dû s'effectuer la transformation de la fausse branchie filiforme, mais déjà bipectinée, des Strombidés, en une fausse branchie courte et très largement bipectinée. »

A cette manière de voir on peut faire une objection. La fausse branchie courte, ramassée des Siphonostomes ne semble pas dériver directement de celle des Strombidés où elle est allongée et sinueuse. Nous trouverons ailleurs les termes de passage cherchés par Bouvier. Dans tous les cas,

les Strombidés forment une série naturelle dans laquelle les divers organes se modifient parallèlement comme l'a montré M. Bouvier dans une des parties les plus intéressantes de son mémoire.

M. Bouvier a également étudié avec soin, deux familles importantes. Après avoir fait ressortir les rapports étroits qui lient les Melanidés et les Cérithidés, il étudie un grand nombre de genres et conclut ainsi : « Ces deux familles, par leurs ramifications parallèles, établissent en même temps et chacune de leur côté, un passage naturel entre les Holostomes et les Siphonostomes, entre les Dialyneures et les Zygoneures, entre les Pectinibranches à fausse branchie filiforme et les Pectinibranches à fausse branchie bipectinée. Il est intéressant de remarquer combien sont corrélatives ces modifications, l'une entraînant pour ainsi dire l'autre » (*67*), p. 155). M. Bouvier nous fait saisir sur le fait le mécanisme par lequel une branche nerveuse anastomotique, d'abord située à droite dans le manteau bien loin des ganglions chez les Mélanies et les Cérithes proprement dits, se transforme graduellement en une commissure unissant directement le ganglion palléal droit au ganglion sous-intestinal dans le Cérithidé pour lequel M. Bouvier a créé le genre *Ceratoptilus*. Or, précisément dans cet animal la fausse branchie est large et bipectinée, au lieu d'être longue et filiforme comme dans tous les autres genres des deux familles. Ce fait très important montre que la différenciation de l'organe de Spengel en fausse branchie bipectinée est en connexion avec toutes les modifications des caractères dans le sens d'un perfectionnement.

Je n'ai étudié spécialement qu'un animal de la famille des Cérithidés : le *Cerithium vulgatum* qui provenait de la station zoologique de Naples. Or, cette étude confirme pleinement les vues de M. Bouvier. Cet auteur avait bien observé que le bourrelet est bordé de très petites lamelles transversales très peu saillantes. J'ai fait des coupes transversales dans cet organe pour rechercher la distribution des éléments nerveux, et je me suis trouvé en présence d'une disposition assez cu-

rieuse (fig. 22 et 22 *a*). La partie essentielle de la masse nerveuse est constituée par un *nerf* volumineux N, où les éléments cellulaires sont excessivement rares : rien n'indique une tendance à la constitution d'un ganglion. Des feuillets assez réduits sont disposés sur le bourrelet, mais non pas symétriquement à droite et à gauche ; ils alternent d'un côté et de l'autre et chacun d'eux déborde au delà de la ligne médiane : au lieu de s'étendre sur le côté, en forme d'ailes, comme cela a lieu dans les fausses branchies bipectinées, chacun d'eux recouvre le bourrelet. Il en résulte que les deux côtés du bourrelet se trouvent libres. Or, sur chacun de ces côtés, existe une aire sensorielle bien limitée, continue dans toute la longueur du bourrelet et semblable à celle que j'ai décrite chez le Vermet. On y trouve de nombreuses cellules multipolaires et des cellules de Flemming très allongées. Les faisceaux issus du nerf central qui desservent cette double zone sont volumineux et disposés sans régularité.

Les nerfs destinés aux feuillets naissent par paires et innervent chacune une seule face du feuillet. Ils ne correspondent pas toujours régulièrement aux nerfs des zones latérales. Sur les feuillets l'épithélium est assez haut, pigmenté, riche en cellules de Flemming éparses, mais abondantes surtout sur le tranchant externe.

La disposition que nous avons vu apparaître chez la Littorine, qui s'exagère chez le Vermet, se retrouve donc encore ici ; mais de plus on voit se former de petites lamelles qui rappellent tout à fait celles des Strombidés. Mais ici l'organe est bien plus raccourci.

§ 4. — Organe de Spengel des Naticidés et des Lamellariidés.

Nous allons étudier maintenant deux familles importantes, très voisines l'une de l'autre ; la famille des *Naticidés* et celle des *Lamellariidés*. Les affinités de ces deux familles sont difficiles à établir. La coquille ressemble à celle des Rhipidiglosses ; le système nerveux est zygoneure à *gauche*, chez les Natices, et deux fois zygoneure chez les Lamellaires. Le

mufle forme une trompe peu développée; ces deux familles sont placées par Bouvier entre les Rostrifères (Littorines, Paludinés, Strombidés) et les Proboscidifères Siphonostomes, Tritonidés, etc.) L'auteur ne dit pas cependant qu'elles établissent véritablement une transition entre deux groupes quelconques : au point de vue tout spécial qui nous occupe, la transition entre les Rostrifères et les Proboscidifères Siphonostomes se trouve réalisée d'une manière assez frappante.

J'ai étudié plusieurs Natices, les unes fraîches, les autres conservées, ce sont: *N. monilifera*, provenant de Saint-Vaast, *N. hebræa* et *N. josephinia* de Naples, et deux grosses Natices indéterminées des doubles du Muséum ; je n'ai pas trouvé d'une espèce à l'autre de différence importante. L'organe de Spengel est toujours long, mais ne s'étend jamais d'un bout à l'autre de la branchie. En avant il se recourbe vers la gauche, comme s'il allait pénétrer dans un siphon. Un peu au delà de sa courbure il reçoit un nerf extrêmement volumineux et saillant, provenant du ganglion supra-intestinal. Les feuillets sont courts et assez espacés; au moins ils paraissent tels quand ils sont dépouillés de l'épithélium qui est très épais.

J'ai recherché sur des coupes, dans la *Natica hebræa*, comment était constituée la masse nerveuse centrale qui est ici assez volumineuse; j'y *ai trouvé la structure typique d'un ganglion:* c'est la première fois que nous observons ce fait dans la série des Monotocardes. Les cellules ganglionnaires sont très distinctes, plus volumineuses que chez les Cassidaires, mais bien moins nombreuses et plus espacées ; la plupart sont *unipolaires* au sens que nous attachons à ce mot (voir IIe partie, chapitre I), et le prolongement principal est, comme toujours, tourné vers le centre. Des faisceaux de fibres transverses isolent des îlots de cellules et forment des cornes épaisses disposées avec symétrie.

Dans toutes les espèces étudiées, le nerf du feuillet est volumineux, situé comme toujours le long du bord libre : mais je n'ai pas pu en observer les ramifications : on doit se

rappeler que les feuillets de la fausse branchie sont très réduits, ce qui rend la dissociation de l'épithélium difficile. Cependant j'ai pu vérifier sur les coupes qu'il n'existait aucune ramification importante dans l'épaisseur du feuillet : le nerf s'incurve, s'élargit vers le sommet du feuillet, et disparaît tout à coup. Au-dessus de lui s'étend une large zone pigmentée qui recouvre tout le bord libre ; l'autre moitié est occupée par un *sinus* déjà très appréciable, mais mal délimité et dépourvu de branches définies.

On est ici visiblement en présence d'une disposition annonçant, à un état encore rudimentaire, la structure que nous avons vue portée à son maximum de différenciation dans la Cassidaire. La famille des Lamellariidés, si voisine de celle des Naticidés, va nous faire faire un pas de plus dans la voie du développement progressif.

Dans les *Marsenia* l'organe de Spengel est massif, plus saillant que dans les Natices, formé de lamelles bien distinctes et très rapprochées. Ces lamelles débordent peu en dehors de leur ligne d'insertion ; la surface libre offre une courbure régulière et peu prononcée. On y trouve, déjà très développée, la distinction en zones nerveuses pigmentées, et sinus (fig. 32). Le nerf principal est formé de quatre filets associés deux à deux dans le voisinage de chaque face. Ces différents filets émettent une branche dans chacune des anses pigmentées ; la dissociation de ces filets se fait avec la plus grande facilité et montre avec évidence les noyaux propres du nerf. Les anses pigmentées sont généralement au nombre de trois ; une quatrième, peu développée, s'ajoute dans les plus grands feuillets. En vertu de la forme un peu spéciale des lamelles, ces anses pigmentées ne sont pas parallèles ; elles convergent fortement vers la région externe du feuillet. La forme des sinus résulte aussi de ce qui précède ; on sait qu'une grande lacune s'étend constamment sous tout l'organe de Spengel ; c'est près du bord externe du feuillet que se fait la communication la plus large de cette lacune avec les sinus ; les branches de ceux-ci vont en divergeant en éven-

tail entre les zones nerveuses. Des fibres musculaires puissantes courent le long de ce bord externe; quelques-unes également volumineuses suivent à une grande distance ce même bord, tournant leur convexité vers l'intérieur de l'organe.

Ce qui précède montre l'analogie profonde qui existe entre l'organe de Spengel des *Marsenia* et celui des Proboscidifères Siphonostomes; il suffira d'allonger le feuillet pour obtenir presque exactement celui du Dolium (fig. 24).

§ 5. — Organe de Spengel des Proboscidifères Siphonostomes.

Le groupe des Proboscidifères Siphonostomes renferme les *Ténioglosses* les plus élevés en organisation (siphonostomes, zygoneures, proboscidifères, munies de fausse branche bipectinée et de pénis puissant). Ces animaux peuvent être considérés comme les Prosobranches les plus normaux, placés au centre du groupe; les diverses familles qui composent cette section (Cassididés, Tritonidés, Doliidés) sont très voisines les unes des autres; en particulier l'organe de Spengel ne présente pas de variations très importantes. Aussi la longue description que j'ai donnée de la fausse branchie de la Cassidaire me dispense d'entrer dans de longs détails au sujet des animaux voisins.

J'ai étudié, outre la *Cassidaria tyrrhena* que j'ai prise pour type, le *Cassis saburon* et la *Ranella gigantea* provenant d'Arcachon, le *Triton variegatum* et le *Dolium galea* de Naples. Ces quatre genres présentent pour les lamelles de l'organe olfactif un nerf principal avec des ramifications régulières, et un sinus bien endigué avec des culs-de-sac alternant avec les aires nerveuses.

La description et les figures que l'on a vues plus haut (IIe partie, chapitre I, pl. I) s'appliquent de tout point au *Cassis saburon* aussi bien qu'à la *Cassidaria tyrrhena*.

Une régularité presque schématique se manifeste chez la *Ranella* (fig. 25). Mais les grandes branches du nerf principal, au lieu de se ramifier en arborescence comme chez la

Cassidaire, continuent leur trajet jusqu'au bord du sinus, et là, se résolvent brusquement en une foule de fibrilles qui pénètrent tangentiellement dans l'épithélium; jusque-là, le nerf n'émet à droite et à gauche que de très petits rameaux. On conçoit que les grosses branches de la Cassidaire permettent de pousser plus loin l'étude du réseau interépithélial. C'est pourquoi j'ai préféré la Cassidaire à la Ranelle pour l'étude histologique détaillée. De plus, chez la Ranelle, existent de fortes crêtes saillantes dues à l'épaississement de la membrane de soutien : ces crêtes sont particulièrement nombreuses précisément au point où se termine le nerf, et, comme les rameaux de ce dernier, elles sont disposées en éventail à l'extrémité des aires nerveuses, et leur présence rend difficile l'étude des tissus sous-jacents. Ces particularités permettent de distinguer à première vue une lamelle de l'organe de Spengel d'un Tritonidé de celle d'un Cassididé.

Chez le *Dolium galea* (fig. 27) les lamelles sont énormes, et les ramifications du nerf se multiplient jusqu'à atteindre le nombre quinze. Le nerf principal n'est pas simple : il se compose de deux troncs volumineux non pas superposés, mais *juxtaposés*. Le plus rapproché du bord inférieur (à gauche, fig. 27) est formé à son tour de deux faisceaux *superposés*, et nettement séparés par une cloison sur toute leur étendue : il envoie de distance en distance, sans aucune régularité, de courts rameaux dirigés vers le bord inférieur du feuillet et qui pénètrent très rapidement dans l'épithélium ; ces rameaux sont doubles, et accolés respectivement à chacune des deux faces. Il en est de même des branches, bien plus volumineuses et plus régulières, que le tronc inférieur émet vers le bord opposé : les deux faisceaux qui forment chaque branche sont distincts dès leur origine. Arrivés au point où ils rencontrent le tronc interne, ils s'écartent de manière à l'envelopper, et s'adjoignent chacun deux branches issues de ce dernier, de sorte que *sur chaque face* se trouvent trois filets distincts à l'origine : en s'atténuant à leur partie distale, ces trois filets deviennent concourants et se terminent en-

semble. C'est, comme nous l'avons annoncé, une complication dont nous trouvons les premières traces chez les *Marsenia*.

§ 6. — Organe de Spengel des Rachiglosses.

Dans les Rachiglosses, M. Bouvier distingue deux séries, comprenant chacune des types présentant d'étroites affinités; la première renferme les Fusidés, Mitridés, Buccinidés, Muricidés, Purpuridés, etc. La seconde, les Volutidés, Olividés, Harpidés. J'ai étudié dans ce groupe les espèces suivantes :

1° *Buccinum undatum; Murex erinaceus* et *trunculus; Nassa reticulata* et *mutabilis; Purpura lapillus; Fasciolaria tulipa; Concholepas peruvianum.*

2° *Voluta scapha* et *Neptuni; Harpa ventricosa.*

Les quatre derniers genres ont été étudiés sur des exemplaires provenant de la collection du Muséum.

Dans tous ces types, la fausse branchie est constituée exactement de la même manière : le nerf principal est relativement plus volumineux que chez les Ténioglosses; il est formé de faisceaux plus nettement séparés. Comme précédemment, quelques branches sont émises vers le bord inférieur; la plupart des branches sont dirigées vers le bord externe. Elles sont, dès leur origine, disposées dans deux plans; mais leur insertion, leurs dimensions, leur nombre, leur mode de ramification, ne présentent aucune régularité. D'après Spengel, « tantôt les faisceaux nerveux ont un long trajet à l'intérieur de l'épithélium (*Nassa*), tantôt ils restent dans la couche conjonctive (*Murex*), et ce ne sont que leurs dernières ramifications qui pénètrent dans l'épithélium » (p. 337). L'observation est exacte, et l'on peut dire que, parmi les genres que j'ai étudiés, c'est le Buccin dont les nerfs fournissent, dans le tissu conjonctif, la course la plus longue (fig. 28).

Mais la différence s'accentue bien davantage quand on arrive aux *Volutes* (fig. 30), aux *Harpes* et aux *Olives*. La partie du système nerveux comprise entre les deux lames de soutien du feuillet est réduite au nerf principal et à un court

tronçon des premières ramifications; le nerf se perd tout de suite dans l'épithélium.

Le *Concholepas* présente une disposition un peu spéciale. Le nerf principal se divise, dès son entrée dans le feuillet, en plusieurs branches dont deux, plus volumineuses et plus longues, arrivent jusqu'à la pointe; ces deux gros troncs envoient des troncs de chaque côté, mais principalement vers le bord externe, comme à l'ordinaire.

Chez la *Fasciolaire* (fig. 29), au lieu d'un tronc principal unique, on trouve deux troncs parallèles, qui comprennent chacun deux faisceaux volumineux se croisant plusieurs fois. Cette disposition rappelle incontestablement celle qui existe dans le Dolium, et, comme dans cet animal, les filets issus du nerf inférieur, plus volumineux, embrassent le tronc interne, et vont se perdre bien au delà. Mais il existe aussi des différences importantes. Dans le cas présent, quelques branches établissent des anastomoses entre les deux troncs; les ramifications des deux systèmes sont irrégulières et ne se rejoignent pas. Ajoutons qu'ici les trabécules musculaires transversales sont alignées avec une très grande régularité le long du bord inférieur, à côté du nerf principal. Le sang doit circuler dans cet espace avec une grande facilité.

Un caractère tout aussi général, et au moins aussi important, est tiré de l'*absence de ramification des sinus sanguins*. Ce fait est évidemment en connexion avec l'irrégularité des ramifications nerveuses. Si l'on injecte une fausse branchie de *Buccin*, de *Pourpre* ou de *Murex*, on voit la masse passer indifféremment le long de l'un ou l'autre bord, et pénétrer avec difficulté dans l'intérieur du feuillet. Le même aspect s'observe si l'on examine des préparations colorées faites sur des animaux conservés dans l'alcool; comme le sang coagulé se teinte très fortement par le bleu de méthylène, il est facile d'observer qu'il est abondant, principalement dans les espaces libres qui longent chacun des deux bords. Dans la *Volute*, il y a un commencement d'endiguement : les cellules conjonctives sont abondantes, surtout vers le centre, et éta-

blissent, le long du bord externe, une sorte de paroi obligeant le liquide sanguin à faire tout le tour du feuillet.

§ 7. — Organe de Spengel des Cypræidés.

J'ai réservé avec intention l'étude des Cypræidés, jusqu'au moment où nous connaissons l'organe de Spengel des Rachiglosses. La distribution du nerf, dans le feuillet de la Cyprée, rappelle en effet, d'une manière frappante, ce que nous avons trouvé dans les Volutes : le nerf principal est irrégulier, volumineux, et donne de courtes branches qui sortent rapidement au dehors, et se ramifient irrégulièrement. Le sinus est mal endigué et sans cul-de-sac. Les deux formes que j'ai examinées (*C. Arabica* et *C. Errones*) présentaient ce caractère, tout à fait exceptionnel pour un Ténioglosse. Mais on se souviendra que ce singulier animal présente, d'autre part, plusieurs particularités réservées généralement à des formes bien inférieures, par exemple, les cordons pédieux scalariformes caractéristiques des Rhipidoglosses et des Paludines (Bouvier, p. 217). D'autre part, le rein, d'après M. R. Perrier, présente des traits importants rappelant les Rachiglosses. L'ensemble de l'organisation, pour M. Bouvier, rapproche les Cyprées des Natices (*67*, p. 226). M. R. Perrier trouve aussi, entre les deux groupes, quelques affinités. Il serait illusoire de compter sur l'organe de Spengel pour définir la position d'une famille aussi aberrante; je me proposerai simplement ici d'expliquer la forme singulière de la fausse branchie, déjà signalée et dessinée exactement par Poli et Delle Chiaje, par Quoy et Gaimard, et un grand nombre d'auteurs plus récents.

Cet organe est situé au centre d'un large espace semi-circulaire, compris entre le corps et la branchie qui s'incurve fortement, et vers son milieu s'éloigne à une assez grande distance de la ligne d'attache du manteau. Il résulte de ce fait que l'organe de Spengel peut prendre un développement tout à fait remarquable; la masse nerveuse centrale, sur laquelle sont disposés de part et d'autre les feuillets, est constituée par trois branches partant d'un même point : les

feuillets sont plus longs dans la région centrale, et vont en décroissant aux extrémités des branches de support, si bien que la figure de l'organe considéré dans son ensemble est celle d'un triangle équilatéral. Il est important de remarquer qu'une des branches de l'étoile formée par le support est sensiblement normale à la ligne de suture du manteau.

Cette disposition, d'après M. Bouvier (p. 227), est déjà annoncée, dans les Naticidés, par une courbure très sensible que nous avons déjà signalée à la partie antérieure de l'organe; j'ajouterai qu'il est un genre où la tendance à la forme triangulaire est encore bien plus accusée : c'est la petite *Trivia* commune sur nos côtes. Dans cet animal, l'organe de Spengel se compose simplement de deux moitiés, l'une antérieure, l'autre postérieure, coudées brusquement à angle droit, et suivant, dans leur direction générale, le bord soudé du manteau, comme cela a toujours lieu chez les Monotocardes. Cet angle est par suite orienté de telle sorte qu'il est tout naturel de supposer que la troisième branche, observée chez la Cyprée, est simplement surajoutée à son sommet. L'anomalie des Cypræidés se ramène ainsi facilement au cas général.

§ 8. — Organe de Spengel des Toxiglosses.

J'ai examiné des *Conus mediterraneus* provenant de Naples et des Conus indéterminés de la collection du Muséum. La structure de la fausse branchie, toujours constante, rappelle très exactement celle des Ténioglosses Siphonostomes (fig. 31). Il existe dans chaque feuillet un nerf principal assez grêle, mais très net, donnant de longues branches, nombreuses et rapprochées, séparées par des culs-de-sac sanguins également allongés.

Ce résultat est bien différent de celui que je m'attendais à trouver, étant donné que l'ensemble de l'organisation des Conidés rapproche ces animaux, non pas des Ténioglosses, mais des Rachiglosses, comme l'a démontré M. Bouvier. Au point de vue du système nerveux, les Terebra font la transi-

tion des Cones aux Pleurotomes, et par ceux-ci aux Purpura ; la glande à venin a une homologue chez les Rachiglosses, en outre des glandes salivaires ordinaires (*61*, p. 329). Le système nerveux est zygoneure, les colliers nerveux sont traversés par les glandes salivaires ; il y a un pénis, un siphon, un seul otolithe : tous ces caractères, constants chez les Rachiglosses et les Toxiglosses, ont amené M. Bouvier à réunir ces deux groupes dans une section commune, pour laquelle il a créé le nom de *Sténoglosses* (p. 471). L'absence de dent centrale à la radula des Cones et des Terebra ne peut évidemment pas contre-balancer une aussi profonde analogie dans les caractères anatomiques essentiels. M. R. Perrier admet ces conclusions, et trouve que le rein des Toxiglosses est intermédiaire entre celui des Ténioglosses et celui des Rachiglosses.

Mais l'étude de l'organe de Spengel, qui jusqu'ici avait révélé des variations en parfaite concordance avec les différences capitales des autres organes, nous amène, pour la première fois, à des résultats discordants. Je ne crois pas qu'il faille, pour cette exception, infirmer les résultats morphologiques que j'ai énoncés plus haut, et encore moins mettre en doute les affinités auxquelles une étude approfondie et minutieuse de l'ensemble de l'organisation a conduit M. Bouvier, relativement à ce petit groupe si singulier des Toxiglosses.

§ 9. — **Résumé.**

Il est facile de résumer en quelques ligne la différenciation progressive de l'organe de Spengel des Monotocardes. Cette différenciation suit une marche tout à fait régulière et continue, et l'organe présente une structure constante dans toute l'étendue de chacun des groupes naturels. S'il offre des caractères anormaux, on peut être certain que l'animal dont il s'agit est fortement aberrant par des traits importants de son organisation (Exemple : Valvée, Patellidés, Cyprée, et comme nous le verrons bientôt, Paludine).

Dans la *Valvée*, existe un ganglion sensoriel très net indépendant du nerf branchial : celui-ci est aussi sensoriel tout le long du support branchial. Ainsi se trouvent réalisées à la fois les dispositions caractéristiques des Diotocardes et des Monotocardes.

L'organe de Spengel le plus simple est celui des *Littorinidés* (1); c'est un nerf au centre d'un bourrelet conjonctif.

Dans les *Cyclostomidés* apparaissent des cellules ganglionnaires.

Le *Vermet* possède de chaque côté du bourrelet une bande où l'épithélium est nettement différencié, et riche en cellules multipolaires et neuro-épithéliales. Les faisceaux nerveux allant à cette bande sont déjà bien plus volumineux que dans les cas précédents. Cette disposition persiste chez le *Cerithium vulgatum;* mais de plus, on voit apparaître de petits feuillets où des nerfs importants se répartissent sur chaque face dans l'épithélium. Les *Cérithidés* et les *Strombidés* ont un organe de Spengel très long, s'étendant d'un bout à l'autre de la branchie et pénétrant en avant dans le siphon ; on y trouve toujours de petits feuillets irréguliers plus ou moins développés. Les organes de Spengel du *Pterocera*, du *Terebellum*, du *Strombus bubonius* présentent des dispositions intéressantes destinées à augmenter la longueur du cordon nerveux.

Les *Naticidés* (Semi-Proboscidifères Holostomes) établissent une transition très nette entre les Rostrifères (Holostomes, et les Proboscidifères Siphonostomes (Cassididés, Doliidés, Tritonidés).

Dans les *Natices*, les feuillets sont peu développés, le nerf faiblement ramifié ; chez les *Lamellaires* apparaissent trois branches importantes séparées par des sinus sanguins nettement limités. La disposition que nous avons signalée chez la Cassidaire se reproduit dans ses traits essentiels chez tous

(1) Il est bien entendu que, pour abréger, dans tout ce qui suit, je prends seulement les noms des familles principales ; celles qui s'y rattachent sont citées dans le corps du chapitre.

les *Proboscidifères Siphonostomes :* le nerf est abondamment et régulièrement ramifié, et il existe des sinus à larges culs-de-sac. Les zones nerveuses et indifférentes de l'épithélium sont nettement délimitées. La figure présentée par l'ensemble de toutes ces parties est caractéristique de chaque genre.

Les *Toxiglosses*, que l'ensemble de leur organisation rapproche des Rachiglosses, dépendent incontestablement des Ténioglosses sous le rapport de l'organe de Spengel. Au contraire la *Cyprée*, nettement Ténioglosse, mais aberrante, ressemble aux Rachiglosses à ce même point de vue.

Le nerf des feuillets, chez les *Rachiglosses*, est irrégulièrement ramifié, et ses divisions pénètrent parfois immédiatement dans l'épithélium; il n'existe pas de sinus, et on ne peut trouver de distinction entre les régions sanguines ou nerveuses : les cellules neuro-épithéliales sont irrégulièrement distribuées sur toute la surface. Néanmoins la figure présentée par le nerf et ses premières ramifications définit assez bien les groupes naturels.

La complication graduelle de l'organe de Spengel correspond d'une manière frappante à la différenciation d'organes importants, tels que le rein, le siphon et la trompe. Elle est parallèle aussi à la concentration progressive du système nerveux. Ainsi se trouvent confirmées les vues de Spengel et de Bouvier, au détriment de celles de Jhering. L'organe de Spengel ne peut être considéré comme un organe qui va en se réduisant dans les animaux les plus élevés ; au contraire, c'est d'abord une région sensorielle mal différenciée, mal définie, qui brusquement, quand on passe des Diotocardes au Monotocardes, acquiert une existence indépendante; il se complique peu à peu, tout en gardant des caractères histologiques invariables qui démontrent la constance de son rôle sensoriel : il atteint son maximum de différenciation, sinon chez les Rachiglosses qu'on peut considérer comme les Prosobranches les plus élevés, du moins chez les Ténioglosses Siphonostomes, déjà fort différenciés qui ne sont en arrière sur les précédents qu'au point de

vue de la concentration des ganglions nerveux et de la complication de l'appareil rénal.

CHAPITRE IV

PROSOBRANCHES DÉPOURVUS D'ORGANE DE SPENGEL.

Je n'ai retrouvé que deux familles de Prosobranches où l'organe de Spengel fasse défaut : ce sont les *Hélicinidés* et les *Cyclophoridés*. A propos de cette dernière famille, j'ai fait une constatation intéressante. J'avais examiné deux échantillons de la collection du Muséum, déterminés *Cyclostoma prominulum* et *Cyclostoma gibbum*, provenant de l'Indo-Chine : je voulais savoir si dans ces types exotiques l'organe de Spengel était constitué comme chez notre *Cyclostoma elegans*. Or je n'ai pas trouvé trace de cet organe : le manteau ne présente pas la moindre saillie du côté droit. J'ai alors disséqué le système nerveux et j'ai constaté qu'il est absolument identique à celui du *Cyclophorus tigrinus*, tel que l'a décrit M. Bouvier. Ces prétendus Cyclostomes sont donc bien des Cyclophores. J'ai fait des coupes dans la région en question, dans les trois espèces précitées. J'ai vu que le ganglion sus-intestinal est profondément situé et n'envoie pas de filet à l'épithélium.

Il est à remarquer que les deux seuls groupes qui soient dépourvus d'organe de Spengel sont précisément des types terrestres. Ce fait doit être rapproché de celui qui a été établi définitivement par SARASIN (*50*), à savoir que les Pulmonés terrestres en sont aussi tous dépourvus. Cependant dans les Prosobranches, le Cyclostome, qui est terrestre, est encore muni d'un organe de Spengel en tout semblable à celui de la Littorine. Mais toute l'organisation du Cyclostome montre indiscutablement que cet animal n'est qu'une Littorine à peine modifiée pour la vie aérienne ; la branchie même n'a pas complètement disparu. Il n'est donc pas étonnant que l'organe de Spengel ait persisté.

En tous cas, si cet organe était destiné uniquement à l'*olfaction* au sens où l'on entend ce mot dans les animaux supérieurs, nous le verrions se développer, se compliquer même, dans les animaux terrestres. Or il n'en est rien. Nous tirerons plus tard (V[e] partie, chapitre I) des conclusions de ce fait important.

CHAPITRE V

ORGANE DE SPENGEL DES PATELLIDÉS.

J'ai réservé pour un chapitre spécial l'étude de l'organe de Spengel des Patellidés, non seulement parce que cet organe présente des particularités qu'on ne rencontre dans aucun des types étudiés jusqu'ici, mais surtout parce qu'il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de rapporter avec certitude cette famille singulière à l'un ou l'autre des groupes primordiaux des Prosobranches. Aucun groupe n'a été plus ballotté dans toute la série des Mollusques. Après avoir figuré avec les Chitons parmi les *Cyclobranches* dans la classification de Cuvier, les Patellidés ont été mis à part en 1843 par H. Milne-Edwards, qui fait des Chitons un groupe satellite des Prosobranches. Troschel (*11*) crée pour eux le groupe des *Docoglosses*. Sous l'un ou l'autre de ces deux noms, les Patellidés continuent, pour Gray (*13*), Bronn et Keferstein (*19*), Dall (*25*), etc., à constituer un sous-ordre distinct. Jhering les range parmi les Chiastoneures Anisobranches avec les Rhipidoglosses marins et certains Ténioglosses. Spengel y voit des formes de passage entre les Zygobranches (Scutibranches à deux branchies) et les Azygobranches, qui renferment tous les autres Prosobranches. *Claus* revient aux anciennes classifications et fait pour les Patellidés sous le nom de Cyclobranches un ordre d'égale importance à celui des Aspidobranches (Diotocardes) et des Cténobranches (Monotocardes). M. Fischer (*18*) le rapproche des Rhipidoglosses et sous le nom de Docoglosses en fait une

des deux grandes subdivisions des Scutibranches (Diotocardes). M. Bouvier (p. 24) approuve complètement cette manière de voir, il montre que les Tectures, Lepeta, etc., doivent rentrer dans les Patellidés et que le groupe ainsi constitué présente les rapports les plus étroits avec les Rhipidoglosses.

La tendance qui semble dominer, on le voit, est celle qui rapproche les Patellidés des Diotocardes; la disposition du système nerveux semble concluante à cet égard. Mais des travaux tout récents viennent remettre en doute toute la question en montrant des affinités nouvelles avec les Monotocardes.

En 1887, M. Wegmann (*65*) montre que le cœur de la Patelle n'est pas traversé par le rectum, et qu'il a seulement une oreillette. Ce qu'on prenait pour une seconde oreillette n'est autre chose qu'une sorte de bulbe artériel disposé sur le trajet de l'aorte. Cette découverte est confirmée par M. Rémy Perrier. Au point de vue des organes rénaux, cet animal est aussi singulièrement aberrant. Il possède deux reins, comme l'ont démontré R. Lankester et Cunninghammais; le rein gauche n'a rien de commun avec le *canal papillaire* des Scutibranches; il suffirait, d'après M. Rémy Perrier, de supprimer une mince cloison séparant les deux organes pour que ce rein gauche, le moins développé des deux, devînt tout à fait semblable à la bande glandulaire décrite par lui sous le nom de glande hématique, qui longe le péricarde des Monotocardes, qu'on avait considérée jusqu'ici comme un simple lobe droit.

M. Rémy Perrier considère les Docoglosses comme distincts à la fois des Monotocardes et des Diotocardes : il crée pour eux le sous-ordre des *Hétérocardes*.

§ 1. — **Historique.**

L'organe de Spengel de la *Patelle* a été découvert en 1862 par P. Bert (*18*), qui le signale dans une courte note consacrée à l'anatomie du système nerveux. Je crois utile de

citer *in extenso* cet intéressant passage, de même que j'ai cité les phrases de M. de Lacaze-Duthiers relatives à l'organe de Spengel du Vermet. On sera frappé de voir presque à la même époque les deux savants zoologistes émettre des idées analogues, encore hypothétiques, il est vrai, mais que les recherches récentes ont complètement justifiées.

« On aperçoit, dit P. Bert, situés l'un en face de l'autre à droite de l'anus deux petits mamelons de 1 millimètre environ de diamètre, sur lesquels la peau s'amincit en formant quelques plis peu marqués. J'appelle l'attention sur ces deux petits organes que leurs insignifiantes dimensions avaient fait jusqu'ici négliger. » — P. Bert signale ensuite l'existence, dans ces organes, d'un ganglion ; il en démontre l'homologie avec le ganglion branchial décrit par M. de Lacaze-Duthiers chez l'Haliotide. « Peut-être ne serait-il pas trop hardi de considérer comme des branchies avortées, mais restées en vestige à leur place normale, ces petits organes sur lesquels j'insistais tout à l'heure. Cette hypothèse serait confirmée par l'observation des Patelloïdes et des Fissurelles, qui, semblables aux Patelles par le reste de leur organisation, présentent cependant au fond de l'excavation sus-céphalique une ou deux branchies de forme ordinaire. Les lamelles circulaires auxquelles est confiée chez la Patelle la fonction de la respiration ne seraient donc, au point de vue anatomique, qu'un dédoublement du manteau, dédoublement dont on trouve déjà un indice dans le Parmophore et les Patelloïdes. Grâce à cette interprétation, l'appareil respiratoire de la Patelle, qui présente une anomalie si étrange et presque unique parmi les Mollusques, rentrerait dans le plan commun ; et le système nerveux, ici comme en tant d'autres circonstances, retrouverait l'empreinte du type, au milieu des plus profondes modifications physiologiques.

« Quant aux fonctions de ces petits organes auxquelles je ne crains pas d'attribuer une sérieuse importance anatomique, j'avoue que, voyant ce gros ganglion nerveux en con-

tact avec la peau amincie, je ne puis m'empêcher de penser à un appareil de sensation, peut-être à l'organe *olfactif*, tant promené par les anatomistes. Mais là où l'observation directe fait défaut, où l'expérimentation est impossible, il serait puéril de s'arrêter longtemps à une simple induction. »

Deux observateurs ont décrit dans la saillie palléale de la Patelle une ouverture extérieure : RAY LANKESTER l'appelle orifice *capito-pédieux* et dit qu'il s'ouvre dans les sinus sanguins qui entourent le sac pharyngien (p. 334). Ailleurs il revient sur cette opinion et la considère comme un pore génital. En dernier lieu il reconnaît enfin que c'est un organe clos.

Après lui JHERING a cru voir aussi la saillie percée d'un pertuis, *orifice nuqual* (*36*, p. 605), mais il ne peut pas trouver son ouverture interne ; il croit cependant que cet orifice met en communication les espaces sanguins avec l'extérieur. Jhering n'a d'ailleurs pas aperçu le ganglion, décrit quinze ans auparavant par P. Bert.

SPENGEL, après avoir exposé sommairement la topographie du système nerveux de la Patelle, décrit à côté de chacun des ganglions une petite papille traversée par un réseau de canaux relativement vastes, qu'il considère comme une branchie rudimentaire. « Cela est prouvé, dit Spengel, par les relations avec l'appareil circulatoire aussi bien que par la comparaison avec les organes voisins ; les organes en question ne sont ni des ouvertures génitales ni des ouvertures vasculaires (*43*, p. 345). »

CUNNINGHAM (*17*) a fait des coupes dans les papilles de la Patelle pour prouver la valeur des figures données par Spengel sur leur structure, il les décrit en quelques lignes. « Il n'y a pas de doute qu'une partie de ces papilles ne soit un organe sensoriel homologue à celui qui reste sur le support branchial de l'Haliotide. De la commissure viscérale, un nerf peut être suivi montant à chaque papille, ainsi que Spengel le décrit, et, sur des coupes, un ganglion nerveux se voit sur l'épithélium, comme dans sa figure. A côté de ce ganglion

on voit une structure cellulaire surmontée par du tissu conjonctif (??) et divisé par des tubercules en compartiments de grandeur variable. Ceci peut être le rudiment branchial, mais il est au-dessous de l'épithélium et n'est pas une formation spéciale de lui » (p. 369).

M. Wegmann se borne à dire que « la place des vraies branchies est marquée par deux taches rougeâtres de chaque côté de la tête au fond de la cavité palléale. Spengel a attribué à ces petits organes des fonctions olfactives, tandis que d'autres zoologistes les prennent tout simplement pour des branchies rudimentaires, ce qui me paraît plus rationnel. »

M. Bouvier étudie avec un soin minutieux l'innervation de l'organe en litige : « Du ganglion partent trois ou quatre filets nerveux dont les uns paraissent se rendre aux parois musculaires du corps, les autres vers le gros vaisseau qui se rend des lamelles respiratoires antérieures au cœur : une branche se dirige vers l'oreillette. »

Pour Bouvier la saillie palléale ne peut être qu'une fausse branchie (ou organe olfactif) et non une branchie rudimentaire : celle-ci ne peut pas exister dans la Patelle, « puisque les Tecturidés pourvus d'une vraie branchie ont une fausse branchie absolument semblable à celle des Patelles. » Cette assertion me semble au moins prématurée ; elle demanderait à être appuyée sur une étude histologique de la Tecture. Rien ne prouve en effet que le bourrelet soit constitué exactement de même dans les deux types. Le réseau sanguin de la Patelle existe-t-il chez les Tecturidés ? et quand bien même il existerait, ne pourrait-on pas y voir la *seconde paire* de branchies, à l'état rudimentaire, qui a tant préoccupé M. Wegmann et M. Boutan ? La question, on le voit, ne peut pas être résolue *a priori*. Je ne pouvais donc pas me dispenser de reprendre cette étude, et, pour obtenir divers degrés de différenciation des organes palléaux, j'ai examiné la Patelle, la Lottia et deux Tectures.

§ 2. — **Patella vulgata.**

La ressemblance de la figure 59 relative aux organes rudimentaires de la Patelle avec celle donnée par Spengel ne manquera pas de frapper au premier coup d'œil : on observera qu'il y a là bien nettement deux organes distincts et que jusqu'ici nous n'avons jamais rencontré un organe de Spengel pourvu de semblables cavités. Il existe en réalité côte à côte un ganglion nerveux et un mamelon creusé de nombreuses lacunes.

Le *ganglion* est volumineux et muni d'un très grand nombre de petites cellules multipolaires. La substance fibrillaire est très développée aux dépens de la substance ponctuée de Leydig. Les filets envoyés à l'épithélium sont nets, principalement vers l'angle contigu à la région lacunaire. Ils sont peu développés, mais leur existence est incontestable, ainsi que celle des cellules de Flemming qu'on rencontre un peu partout sur l'étendue du ganglion. En somme, comme organe sensoriel le ganglion de Spengel de la Patelle est peu différencié, et si grêles que soient les filets qui se distribuent de là aux organes voisins, leur importance me semble encore l'emporter sur celle des filets épithéliaux. P. Bert avait toutefois fait observer que la peau est amincie au devant de ce ganglion, et c'était pour lui un argument à l'appui de l'hypothèse que Spengel a admise depuis. Cette réduction de la couche musculaire cutanée est frappante (fig. 59). Les filets qui la traversent sont raccourcis en conséquence; comme d'habitude, c'est grâce à l'interruption du tissu conjonctif compact que l'on peut facilement découvrir sur les fibres le passage des faisceaux nerveux.

La partie la plus volumineuse de la saillie est constituée par ce que Spengel considère comme *branchie rudimentaire*. Bouvier, s'élevant contre cette opinion, s'étonnait de voir des branchies, même rudimentaires, ainsi cachées sous la peau. Or il est curieux de voir la masse principale de la couche cutanée se réfléchir à angle droit en se tenant constamment

au contact du ganglion, de manière à laisser à l'extérieur dans une sorte de cuvette l'organe dont nous nous occupons. Celui-ci n'est séparé de l'extérieur que par une très mince membrane de soutien supportant un épithélium peu élevé. L'objection de Bouvier, en admettant même qu'elle ait une importance que son auteur ne semble pas d'ailleurs s'être exagérée, était levée par ce fait même.

Voyons maintenant en quoi consiste cet organe encore si problématique : c'est une simple lacune sanguine traversée par des lamelles obliques par rapport à l'épithélium, et s'insérant sur chacune des deux couches musculaires qui limitent la cavité en haut et en bas vers la partie la plus large de l'organe : les travées sont sensiblement parallèles ; elles se raccordent à une cloison se dirigeant en zigzag dans une direction oblique par rapport aux lamelles, et partageant l'ensemble de l'organe en deux moitiés obliquement symétriques. Toutes ces travées sont constituées par du tissu conjonctif qui semble identique à celui qui renforce les membranes basilaires. De très nombreux globules sanguins s'observent constamment dans ces lacunes ; leur abondance m'a amené à examiner si l'on n'était pas ici en présence d'un organe destiné précisément à leur formation, d'un organe *plastidogène* ou *lymphatique*. Vérification faite, je ne crois pas qu'il en soit ainsi. Nulle part je n'ai trouvé, adhérents aux parois des lacunes, des éléments quelconques susceptibles d'être transformés en globules du sang ; la membrane conjonctive est dépourvue de tissu de revêtement. Je ne sais d'ailleurs comment expliquer pourquoi les globules sont plus abondants ici que dans les lacunes voisines, où on les rencontre cependant assez fréquemment et avec les mêmes caractères.

L'organe, dans son ensemble, a la forme d'une lentille ; les premières et les dernières coupes montrent les chambres lacunaires diminuant de nombre graduellement, et les deux couches musculaires finissant par se rejoindre. J'ai figuré la région où l'organe atteint ses plus grandes dimensions.

Ce n'est pas tout à fait à ce niveau que se rencontrent les communications avec les sinus, dont les différents auteurs ont parlé sans d'ailleurs les définir avec précision. Il existe deux ouvertures circulaires très nettes à travers l'épaisse couche musculaire qui sépare l'organe rudimentaire de la grande lacune adjacente : toutes deux sont situées près de l'angle opposé au ganglion, mais à une assez grande distance l'une de l'autre, dans des régions où l'épaisseur de l'organe commence à s'atténuer fortement. Il reste peut-être encore d'autres ouvertures ; mais je n'ai pas pu les découvrir. La communication de l'organe rudimentaire avec les sinus est en tout cas mise complètement hors de doute.

En résumé, *il y a dans la Patelle, de chaque côté du corps, un ganglion qui envoie quelques filets à l'épithélium ; il est sensoriel, quoique faiblement. A côté se trouve un mamelon creusé de canaux divisés de part et d'autre d'une cloison oblique. Ce système est compris entre l'épithélium et la masse principale des fibres musculaires cutanées.*

§ 3. — Tectures.

Avant de décrire l'organe de Spengel des Tectures, je dois donner quelques indications sur la disposition des organes et compléter, dans une certaine mesure, nos connaissances anatomiques sur ces intéressants animaux. J'ai étudié deux espèces du Chili provenant de la collection du Muséum et différentes de celles qu'a examinées M. Bouvier. C'est d'abord la *Tectura* (Acmæa) *pileopsis*, qui diffère des Patelles par la présence d'une branchie bipectinée, et la *Tectura Fontainesi*, qui possède à la fois une branchie bipectinée et des lamelles branchiales circumpalléales.

Ces deux espèces ne diffèrent pas l'une de l'autre au point de vue de la topographie des organes (fig. 66). La cavité palléale, comme chez la Patelle et la Fissurelle, règne sur la région dorsale de la tête et s'étend très peu en arrière. Elle est largement ouverte en avant ; sur les côtés elle se trouve limitée par les deux gros muscles en fer à cheval.

Le plafond supporte, en allant de gauche à droite, la branchie, un conduit qui peut appartenir aux organes génitaux ou aux organes urinaires (je n'ai pas examiné la question), enfin le rectum. La masse recto-génitale traverse obliquement, de gauche à droite, la cavité palléale, et les deux ouvertures se voient sur la droite, assez en avant. Les rapports de position ne sont donc aucunement différents de ceux qu'on observe chez tous les Prosobranches à une seule branchie.

La branchie s'insère complètement sur le manteau, c'est-à-dire n'a aucun point commun avec le plancher de la cavité palléale, constituée par le tégument de la tête. Elle est très nettement bipectinée (*Br*, fig. 66); les lamelles, très courtes et peu nombreuses, sont fixées à un large support dont elles n'occupent pas toute l'étendue en largeur. Celui-ci se prolonge à droite et à gauche par une cloison tout à fait analogue à celle qui existe chez les Trochidés et surtout les Néritidés.

L'animal entier, d'ailleurs, ressemble beaucoup, au premier abord, à une Navicelle, et ne semble différer de ce Prosobranche que par l'absence du tortillon qui existe encore à l'état rudimentaire dans ce dernier. La confusion n'est cependant pas possible, comme va nous le montrer l'étude anatomique de la Tecture.

Sur le tégument de la région céphalique, non loin du fond de la cavité palléale, on aperçoit deux mamelons disposés symétriquement à droite et à gauche, et formés par un très léger repli transversal du tégument. Ces deux mamelons sont situés exactement comme les papilles de la Patelle. M. Bouvier n'hésite pas à les considérer comme constituant la fausse branchie de la Tecture. Ils sont inégalement développés ; le plus gros est celui de gauche, et c'est précisément de ce côté que la branchie est conservée. Il est juste en face de la branchie, mais la distance parcourue par le nerf qui réunit ces deux organes est assez longue, puisque ce nerf (*nb*) doit contourner à gauche la cavité palléale.

Pour trouver le *cœur*, il faut fendre le péricarde qui se

voit en arrière et à gauche de la branchie, tout contre le muscle en fer à cheval. On aperçoit alors une masse musculaire étroite et allongée, formée d'épais faisceaux longitudinaux avec de nombreuses trabécules traversant la cavité (c, fig. 66). Il est facile d'y distinguer deux parties, l'oreillette à gauche et le ventricule à droite. Ces deux cavités présentent le même aspect au point de vue de la structure. En arrière elles se séparent de manière à former deux pointes fibreuses et grêles qui s'insèrent sur le muscle circulaire. Après un examen attentif, on peut affirmer que ces pointes sont pleines et ne donnent passage à aucun vaisseau. En avant, au contraire, se voient les orifices des deux cavités; l'oreillette est percée d'un orifice absolument net, assez long, à bord légèrement épaissi; l'orifice n'est pas tout à fait terminal, la cavité forme en effet à sa partie antérieure un cul-de-sac assez prononcé.

La veine branchiale efférente et l'oreillette ne passent donc pas insensiblement de l'une à l'autre comme cela a lieu dans bien des cas; on voit au contraire les parois de la veine s'insérer sur le pourtour de l'orifice sans se confondre avec les bords. La veine parcourt un trajet assez long dans une lacune avant d'arriver à la partie libre du support branchial

Le ventricule est à peine plus volumineux que l'oreillette, il est situé à droite et un peu au-dessous : il est accolé au péricarde sur une assez grande longueur. L'aorte en part en avant, et en forme de prolongement. Elle se porte tout à fait inférieurement et vers la droite : ce fait se conçoit puisqu'elle doit contourner le fond de la cavité palléale pour pénétrer dans la tête.

La communication entre l'oreillette et le ventricule se fait largement, par une grande ouverture. Ainsi le *cœur de la Tecture est nettement monotocarde et n'est nullement traversé par le rectum.*

Cependant il est à peine besoin d'insister sur les différences qu'il présente avec le cœur d'un Monotocarde ordinaire; l'oreillette est non pas en avant du ventricule, mais à côté; la

forme est tout à fait différente. Ainsi se trouvent pleinement confirmées les observations de M. Wegmann relativement au cœur de la Patelle. Ayant été, trop souvent à mon gré, obligé de critiquer les assertions de cet auteur dans les chapitres précédents, je suis heureux de me trouver d'accord avec lui sur un point aussi important.

Je passe maintenant au *système nerveux*. M. Bouvier, qui l'a étudié chez la *Tectura testudinalis*, dit simplement qu'il est identique à celui de la Patelle. J'ai disséqué ceux des *T. Pileopsis* et *T. Fontainesi*.

Je représente dans la figure 66 celui de cette dernière espèce. Il suffira, pour se convaincre de l'identité presque parfaite du système nerveux des Tectures et des Patelles, de comparer cette figure avec la figure 60 du travail de M. Bouvier, relative à la *Patella vulgata*. J'appellerai simplement l'attention sur la forme allongée et mal délimitée des ganglions; sur la présence d'une commissure sous-intestinale accessoire présentant deux petits renflements ganglionnaires dans l'angle que forme, par sa courbure, chacun des ganglions palléaux, et enfin sur la présence d'une longue et épaisse bandelette ganglionnaire dans la partie postérieure de la commissure viscérale. Cette bandelette est bien plus large que dans la Patelle. De chacune de ses deux extrémités part un nerf assez fort qui va à la fausse branchie correspondante. L'angle postérieur donne naissance à un nerf génital.

En étudiant cette bandelette au microscope après coloration, on trouve à chaque angle un amas cellulaire parfaitement distinct : il existe donc là en réalité trois ganglions que l'on ne peut confondre. Bouvier les a vus également dans certains échantillons de Patelle ; il constate qu'ils sont assez variables et les qualifie de *rudimentaires*. Pour lui, ce sont trois ganglions viscéraux ; cette interprétation est une conséquence forcée de la détermination qu'il fait des parties nerveuses des organes de Spengel comme ganglion supra et sub-intestinal. Je ne partage pas tout à fait cette opinion :

les deux ganglions en litige sont, à mon avis, précisément les ganglions supra et sub-intestinal, et *l'organe de Spengel* en est indépendant. Nous avons actuellement à rechercher l'organe de Spengel, et à voir quelle est la structure de cet organe : l'histologie nous donnera quelques-uns des renseignements que nous attendons.

L'examen par transparence ne nous montre pas de ganglion, mais il nous fait voir quelques petits filets nerveux partant de là et allant dans la direction du manteau.

Sur des coupes transversales, nous trouvons encore qu'il n'y a pas là à proprement parler de ganglion ; le nerf est à peine épaissi sur son trajet, et, s'il présente bien quelques cellules nerveuses sur son pourtour, elles sont en assez petit nombre. Ce nerf ne traverse pas le bourrelet saillant que nous avons signalé; il reste au-dessous, dans un petit sinus. Le bourrelet lui-même est de nature conjonctive, il est formé de cellules étoilées, absolument semblables à celles que Brock considère comme conjonctives proprement dites ; les dimensions de ces éléments sont assez variables (fig. 67). Les prolongements sont ramifiés et anastomosés un très grand nombre de fois de manière à former un réticulum compliqué. Un grand nombre d'entre eux se prolongent très loin et appartiennent à de véritables fibres conjonctives.

Je n'ai pas trouvé trace d'éléments musculaires : la couche musculaire cutanée, fort amincie en cette région, se trouve entre le bourrelet et le nerf; la plus grande portion des muscles est d'ailleurs située au-dessous du nerf lui-même et du sinus où il est compris.

Outre les petits nerfs issus du nerf volumineux dont nous venons parler, qui se distribuent aux régions voisines, il existe un assez grand nombre de filets qui traversent toute l'épaisseur du bourrelet conjonctif et arrivent jusqu'à l'épithélium. Ces filets ne me paraissent pas disposés suivant une loi déterminée. Ils suivent une marche irrégulière et se bifurquent en s'anastomosant en quelques points; il se forme ainsi un réseau dans l'épaisseur du bourrelet. La

portion la plus richement innervée est la portion antérieure, celle où le bourrelet fait saillie en limitant une petite poche ou cul-de-sac située en avant de lui (à gauche, fig. 67). Comme le nerf branchial principal est lui-même un peu plus en arrière, la branche qu'il émet court pendant un certain temps sous le bourrelet avant d'y pénétrer, et chemin faisant, donne des rameaux qui se recourbent et traversent toute la masse conjonctive. Comment ces filets se terminent-ils? La question n'est pas aussi facile à résoudre que dans bien d'autres cas du même genre. L'épithélium paraît en effet formé presque exclusivement de cellules cubiques, et si j'ai réussi à trouver des éléments que j'aie pu rapporter avec quelque certitude au type ordinaire des cellules de Flemming, c'est grâce au fait suivant. J'ai observé qu'aux points où je cessais de pouvoir suivre les filets nerveux, je rencontrais constamment des cellules volumineuses, que leurs nombreux prolongements permettaient de confondre au premier abord avec les cellules conjonctives environnantes. Mais ce sont bien des cellules ganglionnaires, comme le prouvent leur gros noyau, la structure fibrillaire de leur corps protoplasmique, leur grande dimension, et surtout leur connexion avec les filets nerveux. Ces éléments sont toujours associés, et renfermés dans une sorte de capsule, formée par les fibrilles conjonctives environnantes. Ces petits amas ganglionnaires se trouvent surtout vers l'extrémité des nerfs, c'est-à-dire tout près de l'épithélium ; ils sont disséminés sur toute la surface du bourrelet, mais on n'en trouve pas plus vers le fond du cul-de-sac que sur la saillie elle-même. L'interruption de la membrane de soutien de l'épithélium, sur le passage des filets nerveux, est difficilement visible : on réussit parfois à la trouver au-dessus des amas ganglionnaires, et c'est là qu'on aperçoit aussi les cellules neuro-épithéliales qui sont fort petites.

En résumé, nous avons donc affaire ici à un organe de Spengel qui rentre facilement dans le type ordinaire. Ce qui rend l'aspect si différent de celui auquel nous sommes ha-

bitués, c'est la présence d'un très grand nombre d'éléments conjonctifs formant un bourrelet de tissu spongieux. C'est aussi le peu de hauteur de l'épithélium.

J'ai examiné avec soin les environs de cette région pour voir s'il existait quelques dispositions rappelant l'organe cloisonné de la Patelle; mais partout l'épithélium est adjacent à la couche musculaire, qui ne présente rien de spécial. Quant au repli conjontif, il est compact, ne présente pas trace de cavités sanguines : il ne saurait donc être comparé, au point de vue histologique, au mamelon lacunaire de la Patelle. Tout ce qui précède s'applique aussi bien au côté droit qu'au côté gauche. Partant de ce fait, que la branchie droite est avortée chez la Tecture, j'espérais trouver de ce côté quelque chose qui me permît d'interpréter facilement l'organe rudimentaire de la Patelle : mon attente a été trompée, et il n'existe rien de spécial de ce côté, sinon que le gros nerf branchial fait défaut.

Suivons maintenant plus loin le nerf volumineux qui dans son trajet vient de former l'organe de Spengel (*nb*), il se porte vers la ligne de soudure du manteau et du corps, en avant de l'extrémité antérieure du muscle en fer à cheval, puis il passe dans le manteau, suit le rebord antérieur de la cloison qui prolonge à gauche le support branchial, et quand il pénètre dans ce dernier, il s'est divisé en deux faisceaux, un nerf *interne* et un nerf *externe*, comme chez l'Haliotis et les Trochidés. Allons-nous trouver par suite, développé le long du support branchial, une continuation de l'organe olfactif, comme la présence d'un double nerf nous autorise à le penser? Ici encore la Tecture se montre à nous comme un type singulier et bien aberrant. Non seulement je n'ai pu réussir à trouver la moindre trace de filets neuro-épithéliaux le long du support branchial, mais de plus les deux nerfs contribuent simultanément à l'innervation de chacun des filets branchiaux. Voici comment se fait cette innervation.

Le support branchial, du côté efférent, est fortement

tranchant, et le sinus s'approche très près de l'extrémité ; le tissu conjonctif néanmoins est assez épais pour renfermer les deux nerfs vers la base de la branchie ; deux faisceaux musculaires énormes se voient sur les parois du sinus à cette hauteur, au niveau de chaque paire de feuillets, on voit des filets se détacher simultanément à droite et à gauche de chacun des nerfs, ce qui fait en tout quatre filets qui se portent vers la partie interne de la branchie. Mais avant d'avoir atteint le gros faisceau musculaire, les deux nerfs de chaque côté se soudent en un faisceau unique qui contourne extérieurement le faisceau musculaire, et après un trajet relativement long, arrive au bord efférent du feuillet auquel il est destiné. Rien n'est plus facile que de suivre, sur huit ou dix coupes successives, le trajet de ces petits filets, que l'on rencontre d'une extrémité à l'autre de la branchie. Que deviennent-ils après avoir fait le tour d'un feuillet branchial? Nous les retrouvons au bord afférent, où ils viennent, après un parcours assez long dans la paroi conjonctive du sinus, aboutir à un gros nerf *unique* également enchâssé dans le tissu compact et semé de loin en loin de cellules plasmatiques granuleuses.

C'est ainsi que les choses se passent vers la partie postérieure de la branchie ; des changements importants s'observent quand on examine des coupes voisines de la pointe. On voit tout d'abord le sinus efférent se creuser plus profondément, de sorte que le nerf interne, le plus volumineux des deux, finit par se diviser en deux branches situées l'une à droite, l'autre à gauche. En même temps l'anastomose des deux racines d'un même côté se fait à une distance de moins en moins grande du nerf interne, si bien qu'on voit à un certain niveau le nerf destiné au feuillet partir d'une simple commissure sinueuse réunissant les deux portions internes des nerfs, en passant vers l'intérieur le long du sinus. Un peu plus haut encore les deux nerfs (ou plutôt les trois nerfs, puisqu'il y a maintenant deux nerfs internes) se rapprochent de plus en plus, et la commissure unit simplement

les deux faces en regard : le nerf du feuillet naît alors directement du nerf interne. Enfin tout à fait à la pointe les trois nerfs viennent à se confondre et se réfléchissent le long du bord afférent en un nerf unique assez volumineux. Cette disposition singulière est jusqu'à présent exclusivement dévolue à la Tecture. J'ai vérifié avec soin tout ce qui précède en ayant soin de ne pas confondre les deux bords afférent et efférent. (On se souvient que dans l'Haliotide c'était le bord afférent qui était muni de trois branches nerveuses longitudinales irrégulièrement anastomosées.)

En somme, selon toute probabilité, les deux tranchants du support branchial ne sont pas, ou tout au moins sont faiblement sensoriels : la partie essentielle et probablement unique de l'organe de Spengel est donc bien, comme l'avait deviné Bouvier, le repli qui se trouve sur la nuque à une assez grande distance de la branchie.

§ 4. — Lottia pellucida.

Les *Lottia* ou *Patina* sont de petits Patellidés dépourvus de branchies proprement dites, mais munis de lamelles palléales et de tentacules latéraux. Elles sont très voisines d'ailleurs des Patelles, dont elles ne diffèrent guère à première vue que par la forme de la coquille. Le petit renflement cervical qui indique la place de l'organe de Spengel, est bien visible, même sur de petits individus. Spengel a étudié les Lottia, mais il constate simplement qu'elles sont dépourvues de ces lacunes cloisonnées qu'il considère comme représentant des branchies rudimentaires. J'ai à mon tour examiné sur des coupes l'organe de Spengel, qui est très différent de celui de la Patelle.

Si nous suivons, d'un côté ou de l'autre, le gros nerf qui part de l'angle de la bandelette viscérale, nous le voyons aboutir à un ganglion volumineux (fig. 68) situé un peu en avant du mamelon que nous avons signalé. On trouve facilement ce ganglion au tiers postérieur de la cavité palléale, sur la masse viscérale, mais tout à fait dans le voisinage du

gros muscle en fer à cheval. De ce ganglion se détache un gros nerf qui continue d'abord le précédent dans sa direction, jusqu'au moment où il atteint le muscle columellaire, et par suite la paroi latérale de la cavité palléale : il se réfléchit alors vers la face supérieure et, longeant le muscle, il pénètre dans le manteau où il présente à son entrée un renflement ganglionnaire ; il diminue ensuite rapidement de volume et se porte en avant et vers la ligne médiane, en restant toujours très voisin de la face ventrale du manteau. Ce nerf est absolument indépendant des gros nerfs qu'on trouve de l'autre côté du muscle columellaire, dans la partie du manteau qu'on peut nommer la colerette et qui porte les lamelles branchiales et les tentacules latéraux : les nerfs en question sont issus directement des ganglions palléaux.

Dans toute sa longueur ce nerf est sous-jacent à un gros sinus aboutissant à l'oreillette. Dans la Lottia, comme dans tous les Patellidés étudiés jusqu'ici, le cœur n'a qu'une oreillette, située à gauche du ventricule ; dans son ensemble il est lui-même à gauche de la masse viscérale, entre celle-ci et le muscle en fer à cheval. La veine palléale dont nous nous occupons ici occupe donc tout d'abord la portion gauche de la cavité palléale et se porte en avant en suivant bientôt le bord du manteau qu'elle contourne ainsi complètement ; elle revient en arrière vers la droite, à l'angle du muscle columellaire, et retrouve alors le nerf palléal droit issu du ganglion de Spengel. Elle est adjacente au rein droit, et va se perdre très loin en arrière. L'innervation du plafond de la cavité palléale est donc symétrique, tandis que son irrigation est asymétrique.

Occupons-nous maintenent de l'épithélium de l'organe de Spengel. On est frappé au premier abord du peu de hauteur de ce tissu immédiatement au-dessus du ganglion. Tout au contraire si l'on examine la région située un peu en arrière de ce dernier, on trouve que le mamelon dont nous avons parlé est constitué par un amas de tissu conjonctif absolu-

ment semblable à celui de la Tecture, quoique moins développé. Qu'on jette un coup d'œil sur la figure 69, et on se convaincra de ce fait. Tandis que sur le ganglion nous trouvions un épithélium presque cylindrique, à noyaux coniques à peu près semblables, ici, nous observons un épithélium très aplati, qui contraste absolument avec celui qui tapisse la région nerveuse.

Il n'est donc pas douteux que nous ne soyons ici en présence d'un organe sensoriel très simple, mais parfaitement caractérisé et isolé. Il resterait à voir si la région sensorielle se prolonge sur les nerfs ganglionnaires que nous avons décrits. Le fait me semblerait probable *a priori;* je n'ai pu cependant le constater. L'épithélium y est à peine renflé et les cellules sont assez régulières : je n'ai pu trouver un seul élément que je puisse avec certitude qualifier de neuro-épithélial : si de tels éléments existent, il sont à coup sûr fort rares, et il me paraît démontré que dans la Lottia, l'*organe de Spengel est absolument localisé en arrière du ganglion.*

Dans tout ce qui précède il n'a été question, on le voit, de rien qui rappelle l'organe cloisonné de la Patelle. C'est au type de la Tecture que se rapporte l'organe de Spengel de la Lottia ; il en diffère principalement par la substitution d'un ganglion à un nerf presque dépourvu de cellules.

§ 5. — Résumé et conclusions.

Sur trois genres de Patellidés étudiés, nous sommes en présence de trois types d'organes de Spengel différents :

1° *Patella.* — Organe de Spengel formé d'un ganglion net, consistant en un nombre considérable de cellules ganglionnaires avec substance ponctuée abondante, — plusieurs filets neuro-épithéliaux très courts et assez gros, — épithélium élevé. — Tout à côté, la couche musculaire se reporte vers l'intérieur et laisse entre elle et la membrane de soutien un espace cloisonné, en communication par plusieurs ouvertures avec le sinus sous-jacent ; — les cavités contiennent beaucoup de globules sanguins.

2° *Tectura.* — A gauche il y a une branchie innervée par un gros nerf qui se divise en deux sur le support branchial : ces deux nerfs participent à l'innervation des feuillets et ne semblent pas donner de nerfs à l'épithélium. Sur son trajet le nerf branchial se renfle sous forme de ganglion, au-dessous d'un bourrelet formé de tissu spongieux (cellules conjonctives étoilées et fibres). Filets neuro-épithéliaux grêles, ramifiés, un peu anastomosés, aboutissant à de petits amas de cellules ganglionnaires, multipolaires, de grande dimension ; et de là, aux cellules sensorielles. Épithélium très peu élevé, surtout au fond du repli. A droite, la même disposition se reproduit identiquement, sauf que le nerf correspondant à la branchie n'existe pas par suite de l'avortement de celle-ci. Pas d'organe lacunaire cloisonné.

3° *Lottia.* — Pas de branchie, pas d'organe cloisonné. Ganglion très net, donnant, entre autres nerfs, un filet ganglionnaire allant en avant du manteau. En arrière, bourrelet conjonctif bien limité, semblable à celui de la Tecture, mais moins développé.

Conclusions. — Il y a chez les Patellidés un organe de Spengel, le fait n'est pas douteux. Il est formé soit aux dépens d'un ganglion, soit aux dépens d'un nerf ; dans tous les cas il est peu développé, rudimentaire. Il est à remarquer qu'il n'est pas situé sur le manteau, mais sur la nuque, assez loin du fond de la cavité palléale. Mais je n'attache pas une importance capitale à ce fait, puisque les organes en question sont innervés comme d'ordinaire par le ganglion palléal. Chez la Tecture, du côté gauche, il est même situé sur le trajet du nerf branchial.

Reste la question des branchies rudimentaires. Le plus grand argument qui ait été donné contre leur existence, c'est que les Branchies sont toujours des dépendances du manteau et non de la tête. Telle est en particulier l'opinion de MM. Bouvier et R. Perrier. A cela l'on pourrait répondre que nous ne savons pas comment se développe la cavité palléale des Patellidés et qu'il serait fort possible qu'à un stade peu

avancé, les organes en question soient tout au fond de la cavité palléale; ils occuperaient alors exactement la place des branchies de la Fissurelle; d'ailleurs l'innervation des bourrelets en question par les ganglions palléaux, ne permet de les homologuer qu'à des organes palléaux.

On peut faire enfin une objection beaucoup plus grave. L'étude de la Tecture nous montre la branchie existant à gauche bien loin du bourrelet, et placée tout à fait sur le manteau. Le bourrelet ne peut donc pas être l'homologue de la branchie, puisque celle-ci est présente. Donc dans la Lottia le bourrelet qui est semblable àcelui de la Tecture ne peut pas être non plus une branchie rudimentaire; c'est une dépendance de l'organe de Spengel. Enfin, peut-il en être autrement pour la Patelle? Ici il y a doute. D'abord l'organe est cloisonné, au lieu d'être plein, et puis il est juxtaposé à l'organe de Spengel, il ne semble pas en faire partie; il n'est pas en effet traversé par des filets neuro-épithéliaux. Si donc l'étude du développement prouve que dans la Patelle l'organe cloisonné a été à un moment donné au fond de la cavité palléale, rien ne s'opposera plus à ce que l'on le considère comme branchie rudimentaire; il sera simplement resté en arrière, comme l'organe de Spengel des autres types de Patellidés. Par malheur, les recherches embryologiques de W. Patten, si remarquables à divers égards, ne nous donnent aucun éclaircissement sur la question.

Au point de vue taxonomique, les recherches précédentes confirment que le cœur est monotocarde, tandis que le système nerveux est celui d'un Diotocarde. Toutefois la disposition singulière du cœur de la Tecture prouve qu'il serait facile de passer d'un cœur diotocarde à ce cœur caractérisé par la présence d'une oreillette *latérale* au ventricule. L'organe de Spengel est aussi celui d'un Diotocarde réduit. Donc, si rien dans ce qui précède ne s'oppose à l'établissement pour les Patellidés d'un type intermédiaire, celui des *Hétérocardes*, créé par M. R. Perrier, néanmoins, à mon opinion comme à celle de M. Bouvier, les affinités de ce nou-

veau groupe avec celui des Diotocardes sont bien plus grandes que celles qu'on peut leur trouver avec le groupe des Monotocardes.

CHAPITRE VI

ORGANE DE LACAZE-DUTHIERS DES PULMONÉS.

§ 1. — Historique.

C'est en 1872 que M. DE LACAZE-DUTHIERS (28) découvrit chez les Pulmonés d'eau douce un petit ganglion situé à l'extrémité du nerf palléal postérieur, « dans le voisinage, en arrière et au-dessus de l'orifice de la respiration à la hauteur de l'angle que forme le pavillon en s'unissant au manteau » (p. 483). Ce ganglion avait été pris par plusieurs auteurs pour un centre respiratoire ; mais M. de Lacaze-Duthiers y découvrit une invagination en cul-de-sac de la peau du manteau, et conclut à la présence d'un organe probablement à la fois sécréteur et sensoriel ; cet organe est certainement destiné « à l'appréciation de quelques qualités spéciales du monde ambiant et ces qualités sont probablement en rapport avec la respiration » (p. 495). Chez les Pulmonés senestres (Planorbes, Physes), l'invagination est simple ; chez les dextres (Limnées), « elle se bifurque et au lieu d'un seul cæcum en présente deux ; en outre, la masse des tissus ganglionnaires nerveux remontant jusqu'au col du conduit allant à l'orifice externe, environne de toute part la partie épithéliale, dont les deux extrémités, en forme de calottes arrondies, dépassent seules et font saillie à l'extérieur du corps ganglionnaire » (p. 489). Au point de vue histologique, M. de Lacaze-Duthiers décrit « des corpuscules ganglionnaires renfermant un volumineux noyau très finement granuleux, ayant un nucléole brillant le plus souvent fort distinct ; on en trouve d'unipolaires, peut-être bipolaires, mais ordinairement on ne voit qu'un prolongement

qui semble peu limité et dépend du protoplasma entourant le noyau » (p. 486-87). Quant à l'épithélium, il est formé de cellules « régulières et posées les unes à côté des autres » (p. 85), c'est-à-dire sur un seul rang, « qui ont acquis un allongement tel qu'elles arrivent et se rencontrent au milieu pour ainsi dire du canal. Ces cellules d'épithélium se terminent par une partie toujours fort éloignée du noyau et sont difficiles, avec les meilleurs objectifs, à bien délimiter, tant leur contour est délicat. Les noyaux sont allongés et placés à l'extrémité adhérente » (p. 486).

M. de Lacaze-Duthiers admet que cet organe présente toutes les conditions nécessaires à la sensibilité spéciale : la sécrétion est une de ces conditions (p. 192). Mais, dit le savant professeur, « les hypothèses ne sont jamais difficiles à faire ; il serait aisé d'en imaginer bien d'autres, de les varier de toute façon. Mais une expérience, une seule précise, serait bien préférable » (p. 495).

Malheureusement jusqu'ici personne n'a pu imaginer un procédé expérimental pour résoudre cette question, ni d'ailleurs bien d'autres du même genre. L'organe de Lacaze-Duthiers, profondément situé, ne peut être enlevé comme un simple tentacule, sans lésion grave ; et de plus les animaux qui en sont pourvus manifestent leurs sensations d'une manière trop confuse pour qu'il soit facile de les analyser. Nous sommes cependant ici dans un cas où, comme le dit M. de Lacaze-Duthiers lui-même, « on reconnaît d'après la structure et la disposition anatomique quelle est la fonction » (p. 491). En poussant aussi loin que possible l'analyse histologique, on peut reconnaître que l'organe dont il s'agit est, à n'en pas douter, un organe sensoriel ; il va sans dire que cette étude ne nous renseignera sur la nature des sensations perçues que d'une manière vague. Dans ces limites on peut faire avancer un peu la question ; c'est ce que j'ai tenté de faire dans le présent chapitre.

Au point de vue morphologique, M. de Lacaze-Duthiers admet l'homologie de l'organe qu'il a découvert, avec ce

que nous appelons maintenant organe de Spengel chez les Pectinibranches ; mais il renvoie les preuves de cette assertion à un ouvrage ultérieur, qui n'a pas encore été publié (p. 192). Si je suis bien informé, M. de Lacaze-Duthiers est encore partisan de cette manière de voir. Je la crois aussi tout à fait exacte.

Simroth a cherché à résoudre les diverses questions d'histologie laissées obscures par le savant professeur français. Dans un important travail publié en 1876, et où sont examinés les divers organes des sens des Mollusques d'Allemagne, l'organe de Lacaze-Duthiers figure parmi les *Niedrigen Sinnesorgäne* (34).

L'auteur décrit avec détail les énormes cellules nerveuses *uni, bi et tripolaires* qui le composent, et dont la taille diminue quand on s'approche de l'ouverture du canal (p. 308). Il a bien observé que les fines ramifications de ces cellules forment un réseau tout autour de la cuticule, et que les prolongements les plus importants envoient directement leurs branches dans l'épithélium. La description de l'épithélium est beaucoup moins satisfaisante, et Simroth nous en dit lui-même les raisons. Il est extraordinairement difficile d'étudier isolément les cellules, car le diamètre minime du canal, égal à peu près à celui d'un petit aiguillon d'insecte, et la solidité de la membrane tégumentaire permettent à peine de faire des dilacérations passables. J'ai moi-même renoncé de bonne heure aux procédés de dissociation qui m'avaient donné ailleurs de bons résultats ; je me suis référé aux coupes qui ont, au contraire, facilement réussi. J'ajouterai une seule remarque. Simroth fait aboutir les filets nerveux d'une part, par paquets, à des cellules courtes à pigment jaune, et d'autre part, à des cellules allongées, cylindriques, à noyau tout à fait proximal, unies par un filet grêle à une cellule, que Simroth figure *unipolaire*. Ce dernier cas n'a pu être observé par lui qu'une seule fois, mais avec une grande netteté, dit Simroth. Comment des connexions pourraient-elles s'établir entre le reste du système nerveux et cette cellule ganglionnaire,

dont l'unique prolongement est déjà en relation avec une cellule épithéliale? Quelques doutes restent encore dans l'esprit du savant allemand, au sujet de l'ensemble de cet épithélium; cependant, il fait observer que le fait bien exceptionnel d'une invagination du tégument allant au devant d'un ganglion, peut bien, selon toute vraisemblance, être en rapport avec un mode tout spécial de terminaison des nerfs dans l'épithélium.

Simroth laisse de côté la question de la sécrétion.

Dans son mémoire sur le développement des Pulmonés (1879), Hermann Fol (*10*) s'occupe du développement de l'organe de Lacaze-Duthiers, et dit qu'on voit facilement, chez des larves un peu âgées, une petite fossette située à côté de l'orifice rénal, à droite ou à gauche suivant les cas. « Ses dimensions très notables, comparées à celles des autres parties de la larve, feraient croire qu'il s'agit de quelque organe considérable; mais la suite montre bientôt qu'à cette formation rapide succède un arrêt de développement presque complet : chez les jeunes, la fossette est à peine plus grande que chez les larves; elle est simple chez toutes les larves que j'ai observées » (p. 167). L'auteur ne s'occupe pas de la portion nerveuse de l'organe.

Spengel ne nous donne aucun renseignement nouveau sur la structure de l'organe; il rapporte les observations de ses prédécesseurs, et conclut ainsi : « Sans aucun doute, c'est là le même organe olfactif que nous avons vu chez tous les Prosobranches, et dans la série entière des Tectibranches » (p. 363). Il discute surtout l'homologie de position.

L'organe de Lacaze-Duthiers a été cherché en vain par divers observateurs, chez les Pulmonés terrestres : il semble démontré aujourd'hui qu'il n'existe pas. Sarasin (*50*), en 1883, a étudié ces genres différents avec soin, et ce n'est que dans l'*Helix personata* qu'il en a trouvé un rudiment. C'est un petit ganglion dont quelques cellules sont très volumineuses, et d'où part « une branche qui se perd dans les cellules glandulaires. » Il n'y a pas d'invagination épithéliale, et Sarasin

ne s'explique pas sur la nature de l'épithélium. Néanmoins, l'existence de ce petit ganglion, avec ces grosses cellules caractéristiques, prouve pour lui qu'on est en présence de l'homologue de l'organe olfactif des Basommatophores, mais tout à fait rudimentaire.

L'aperçu historique qui précède justifie les nouvelles recherches sur la structure histologique de l'organe de Lacaze-Duthiers; nous ne savons pas encore exactement, en effet, comment est constituée une invagination épithéliale supposée sensorielle. Mais les observations de M. de Lacaze-Duthiers permettent largement, à mon avis, d'étendre à plusieurs genres les résultats qui pourront être obtenus avec certitude pour un type spécial.

Ayant particulièrement en vue la comparaison avec les Prosobranches, j'ai cru pouvoir me contenter d'examiner un seul type, et j'ai choisi celui où, d'après le savant zoologiste, l'organe en question est le mieux développé : c'est le *Planorbis corneus*.

§ 2. — Planorbis corneus.

a. *Ganglion*. — Les cellules nerveuses du ganglion de l'organe de Lacaze-Duthiers sont très volumineuses. Elles se prètent donc facilement à un examen histologique minutieux. Cet examen est rendu nécessaire par l'aspect tout spécial que présente le ganglion. J'ai vérifié d'abord avec soin qu'il ne part du ganglion aucun nerf allant aux régions voisines du manteau. Nous avons donc bien affaire ici à un organe terminal. En coupe, au premier abord, on ne voit que des cellules, et par suite, la substance ponctuée et les fibres semblent faire défaut.

Le ganglion a la forme d'une cupule (fig. 38); les cellules les plus volumineuses sont au fond, et quelques-unes occupent toute l'épaisseur de l'organe; il y a des différences considérables dans les dimensions des cellules, les noyaux des unes dépassant 30 μ de longueur, ceux des autres arrivant à peine à 8 ou 10 μ. Nous sommes donc loin des gan-

glions que nous avons étudiés à propos de la fausse branchie des Prosobranches, où les cellules étaient périphériques, très petites, et toutes à peu près de même dimension, et où la substance ponctuée et les fibres jouaient un rôle considérable.

Sur des coupes très minces et très fortement colorées, on peut voir nettement que le *noyau a une structure réticulée*. Les granulations qui apparaissent au premier examen sont reliées par des filets, dont quelques-uns se voient même avec un faible grossissement. Ces filets sont enchevêtrés de manière à former, en coupe optique, un réseau à mailles très fines. Sur des coupes très minces et très colorées, on vérifie qu'il existe un véritable réticulum d'achromatine, et non un filament continu et enroulé. On voit fréquemment plusieurs filets rayonner autour des granulations de chromatine les plus marquées. Le nucléole se montre toujours comme une masse sphérique très homogène, sans trace de granulation, coloré en rouge vif par le picro-carmin, n'absorbant pas le bleu de méthylène, et gardant toute sa transparence, malgré l'intensité de la coloration. Tout autour se trouve, d'une manière absolument constante, une petite masse de nucléoplasma granuleux, qui s'en distingue facilement par sa couleur violet clair, et par son aspect granuleux. Sur les bords du noyau, les mailles deviennent plus serrées et moins distinctes ; quelques filets, cependant, gardent des dimensions considérables, et on les voit s'insérer sur la membrane qui limite le noyau. Celle-ci est très mince et se colore faiblement ; elle s'observe bien dans les coupes qui passent loin du centre du noyau. En somme, le *noyau peut être considéré comme formé d'un nucléoplasma granuleux et réticulé, baigné par une substance hyaline, ne se colorant pas par les réactifs, ou suc nucléaire. Au centre de la masse protoplasmique est un nucléole unique, volumineux, sphérique et homogène, et de même nature que les granulations du réseau.* Jamais aucun prolongement nerveux ne prend son origine dans le noyau.

Dans le *corps de la cellule*, on observe des trabécules for-

mant des mailles allongées dans le sens des prolongements (ce sont les tubes nerveux de Nansen). Il existe une membrane différenciée. Ce qui mérite d'être étudié avec soin, ce sont les prolongements nerveux eux-mêmes, et par suite les relations qui existent des cellules nerveuses, soit entre elles, soit avec les éléments voisins.

Tantôt ces *prolongements* naissent par une atténuation graduelle des dimensions de la cellule, si bien que dans la région considérée le corps protoplasmique est fusiforme. Tantôt, au contraire, la diminution dans les dimensions de la cellule est brusque et la racine du prolongement n'est indiquée que par une petite saillie du contour. Ceci est vrai aussi bien pour les grosses cellules que pour les petites. Les prolongements situés vers la périphérie du ganglion vont, en général, s'insérer sur la couche conjonctive qui limite cet organe, et cela est vrai, que le prolongement soit inséré par une large base ou par une racine atténuée.

Dans tous les cas, l'on voit le prolongement se diviser un plus ou moins grand nombre de fois, et l'on peut suivre les ramifications jusqu'au névrilème : la distance parcourue peut être considérable, surtout pour les cellules de petite taille situées dans le voisinage de l'épithélium : dans ce cas, le prolongement est aminci graduellement, et, comme il en de même pour le prolongement qui se dirige vers l'épithélium, la cellule est en apparence *fusiforme* et *bipolaire* (fig. 388). C'est de là que vient l'opinion émise par Simroth, comme quoi les petites cellules ganglionnaires sont bipolaires. Or un examen attentif m'a permis de reconnaître que même dans les petites cellules, il y a toujours d'autres prolongements, tantôt à large base, tantôt à insertion brusque, de sorte que les petites cellules sont aussi multipolaires. Il y a du reste, dans toutes, transition entre les deux modes d'insertion, et les relations de ces prolongements avec les éléments voisins permettent d'affirmer que ces différences n'ont pas ici une grande importance.

Examinons maintenant la question si délicate de la com-

munication des cellules entre elles. J'ai dit, en commençant cette description, qu'on n'apercevait pas au premier abord de *substance ponctuée* de Leydig. Les cellules ganglionnaires remplissent la plus grande partie de l'espace qui constitue le ganglion, et si l'on examine les intervalles compris entre les cellules, on y trouve une substance *fondamentale interstitielle* qui se colore beaucoup plus fortement que l'hyaloplasma des nerfs ou des ganglions ordinaires. Cette substance ne diffère en rien de celle qui constitue le stroma du névrilème, avec lequel elle est en continuité. Sur certaines coupes où le protoplasma des cellules ganglionnaires s'était fortement condensé, ces cellules paraissent logées dans des vacuoles de la substance en question. En divers points d'ailleurs, on voit près de la périphérie cette substance interstitielle contenant des cellules pigmentaires dont on peut observer les noyaux, et quelques fibres; et de plus, en quelques points j'ai observé les petits noyaux allongés et fortement colorés en rouge qui sont si fréquents dans le névrilème. Il y a ainsi *pénétration* complète du ganglion par la substance hyaline du tissu conjonctif environnant, et cette substance établit la continuité entre l'enveloppe conjonctive du ganglion et l'épaisse membrane de soutien qui double l'invagination épithéliale.

Cela posé, que faut-il penser des nombreuses fibrilles que l'on peut voir facilement sillonner dans tous les sens la substance interstitielle? Sur des coupes très minces et fortement colorées, on voit qu'elles forment un réseau en connexion avec les prolongements ramifiés des cellules ganglionnaires. Au point de rencontre des fibrilles se trouvent les granulations que l'on connaît bien. Il y a donc une certaine analogie entre ce fin réseau nerveux et la substance ponctuée, mais les mailles me semblent bien plus larges, et les filets nerveux gardent plus longtemps leur indépendance. Ce réseau de fibrilles s'observe dans toute l'étendue du ganglion; mais il assez développé sur les bords, où il est difficile d'observer sa limite, puisqu'il est noyé dans une substance interstitielle; d'autre part, on en trouve un amas assez

volumineux dans une région correspondant au fond de l'invagination épithéliale, dans la partie concave et centrale du ganglion.

L'analogie avec la substance ponctuée se poursuit plus loin encore. On sait qu'il existe à l'intérieur de celle-ci de petites cellules multipolaires, dont les dimensions sont notablement inférieures à celles des cellules ganglionnaires ordinaires. Nous en avons vu jusqu'ici de nombreux exemples, particulièrement chez la Cassidaire dans le ganglion de la fausse branchie. Ces cellules s'observent sans difficulté dans le ganglion de l'organe de Lacaze-Duthiers; on le voit surtout vers les bords et à la partie centrale, où j'en ai observé sur une seule coupe un petit amas de quatre ou cinq. Elles sont fort petites, très claires, leur noyau surtout absorbe faiblement le picro-carmin et le bleu de méthylène, et par là, elles tranchent assez vivement sur la limite colorée de la substance interstitielle. On voit facilement leurs relations soit avec les fibrilles nerveuses, soit avec les prolongements même des cellules ganglionnaires (fig. 38, *a*). Ces cellules claires sont-elles fondamentalement distinctes des cellules ganglionnaires? Je ne le crois pas. J'ajouterai enfin que j'ai observé quelques cas très nets de *communication directe* entre des cellules ganglionnaires. Ce fait est d'ailleurs peu fréquent dans un même ganglion. Peut-être est-il en relation avec le faible développement de la substance ponctuée (fig. 38, *a*).

b. *Enveloppe du cul-de-sac épithélial.* — Étudions maintenant la substance qui s'étend comme une épaisse membrane tout autour de l'épithélium, sépare celui-ci du ganglion et arrive, en doublant toujours l'invagination épithéliale, jusqu'à son ouverture. L'épaisseur de cette couche est à peu près constante dans la partie profonde; elle s'atténue graduellement vers l'entrée du cul-de-sac. Elle ne présente nulle part d'ouverture comparable à celles que nous avons observées fréquemment sur le passage des nerfs. Elle est en continuité avec celle qui enveloppe extérieurement le gan-

glion et ne diffère pas de structure avec elle. Cependant la substance interstitielle est beaucoup plus compacte et se colore plus vivement ; il est probable qu'elle est plus résistante. Les fibres y sont assez abondantes, quoique encore de petite taille ; elles sont orientées dans le sens de la longueur du cul-de-sac ; de distance en distance on observe leurs noyaux. Vers l'ouverture de l'invagination on a même affaire à une petite couche musculaire bien différenciée. On voit aussi des éléments pigmentés qui pénètrent jusqu'au voisinage de l'épithélium. En somme, la nature conjonctive de cette couche n'est pas douteuse. Mais les nombreuses fibrilles qui la sillonnent et les noyaux qu'on y rencontre appartiennent à des éléments nerveux. Les noyaux appartiennent à de très petites cellules multipolaires très claires, dont ils occupent presque toute l'étendue. Ces cellules sont identiques à celles qu'on rencontre sur le pourtour du nerf qui aboutit au ganglion, à la périphérie de ce dernier, et aussi dans l'intervalle des grandes cellules ganglionnaires. Leurs prolongements sont en connexion avec le *riche réseau de fibrilles* nerveuses issus des prolongements principaux des cellules ganglionnaires grandes et petites. Ce sont les fibrilles qu'on aperçoit dans l'épaisseur de la membrane de soutien et dont on peut suivre assez facilement les prolongements jusque dans les cellules ganglionnaires.

En *résumé*, la plus grande partie des fibrilles que l'on observe dans la membrane de soutien et dans la substance interstitielle du ganglion, sont réellement des fibrilles nerveuses. Une partie correspond à la substance ponctuée ; c'est de là que partent la majeure partie des fibrilles qui desservent l'invagination épithéliale. Celles-ci, avec les petites cellules multipolaires qui se présentent sur leur trajet, représentent le *système nerveux périphérique* des organes analogues des Prosobranches, et sont en relation avec les cellules neuro-épithéliales, comme nous allons maintenant l'établir.

c. *Invagination épithéliale*. — Au premier abord, on n'aperçoit dans toute l'étendue de l'invagination épithéliale, qu'une

seule sorte de cellules : ce sont des éléments allongés, d'épaisseur constante, munis d'un noyau ovale, granuleux, situé *toujours* près de la base, avec un plateau peu distinct et richement cilié. Ces cellules se dissocient facilement, aussi ont-elles été bien observées par Simroth. Elles représentent un type presque schématique d'épithélium prismatique (I, fig. 38); leur régularité et l'alignement de leurs noyaux contrastent d'une manière frappante avec ce que nous avons observé dans les fausses branchies des Prosobranches. Ce sont ces éléments que Simroth a pris pour les terminaisons nerveuses : il a cherché à trouver leurs relations avec les cellules ganglionnaires.

J'ai peine à comprendre comment un observateur aussi habile et aussi consciencieux que Simroth a pu méconnaître les cellules de Flemming dans un organe où elles sont *plus abondantes* que partout ailleurs, étant donné surtout qu'il a réussi à voir une petite cellule nerveuse à la base de l'épithélium. Pour voir les cellules de Flemming, il suffit de colorer fortement au picro-carminate, et de faire des coupes suffisamment minces. On voit alors des éléments très grêles intercalés entre les cellules ciliées et s'en distinguant avec la plus grande facilité par leur coloration rouge vif (fig. 40). Toutes les variétés de cellules de Flemming s'observent côte à côte, et présentent des transitions telles qu'il est impossible d'y voir des éléments fondamentalement différents. On observe d'abord des cellules fusiformes dont le noyau est extrêmement allongé et mal délimité, dans lesquelles l'épaississement constituant le *corps* de la cellule commence dès la base de l'épithélium. La *tête* n'est pas non plus distincte ; le col est très faiblement rétréci. On voit nettement une petite touffe de poils.

L'une des cellules de cette variété était rattachée par un très court filet à une cellule nerveuse immédiatement adjacente à l'épithélium. Cette cellule était au moins tripolaire. L'un des prolongements était en relation avec le réseau nerveux; la troisième m'a semblé entrer aussi dans l'épithélium.

Généralement le noyau est bien délimité et plus éloigné de la base, mais le filet d'attache est encore volumineux, ce qui facilite beaucoup la recherche des connexions de ces éléments. La forme la plus générale pour le corps de la cellule est exactement celle d'un fuseau.

Quelquefois on observe un noyau assez ramassé, finissant en pointe du côté de la base, avec un fort nucléole et autour de lui un corps cellulaire très renflé. Dans ce cas le corps de la cellule est presque toujours éloigné de la base; plus rarement il en est rapproché et se trouve dans la zone des noyaux de l'épithélium cilié. Le col de ces cellules est généralement rétréci et la tête saillante, plus ou moins allongée. J'ai observé quelques cas dans lesquels la partie faisant suite au noyau présente une assez grande largeur : c'est ce cas que Simroth semble avoir observé et représenté dans la figure où il montre une cellule à *large plateau* et à filet d'insertion très grêle, en connexion avec une cellule nerveuse. Jamais cependant je n'ai vu de cellule neuro-épithéliale de cette forme, et, dans tous les cas (relativement fréquents chez les Gastéropodes) où le col de la cellule n'est pas filiforme, il y a cependant, dans la partie distale, une atténuation sensible sur le diamètre du noyau. Ce fait me semble absolument certain pour ce qui concerne l'organe de Lacaze-Duthiers.

Il existe dans l'invagination épithéliale du Planorbe une région où les cellules sensorielles sont plus abondantes que partout ailleurs; cette région est située un peu au delà du milieu de la longueur de l'organe, et le diamètre du cul-de-sac y est très resserré. Les cellules sont un peu plus allongées que vers le fond, et toutes inclinées dans la direction de l'ouverture. Or le nombre des cellules de Flemming croît graduellement lorsqu'on s'éloigne du fond du cul-de-sac; quand on arrive à la région dont il s'agit, elles sont tellement abondantes, qu'on en trouve facilement des paquets d'une dizaine juxtaposés sans interposition de cellule épithéliale cylindrique. La plupart ont un noyau très allongé et brillant, et une tête saillante. J'en ai observé deux en connexion immé-

diate avec des cellules nerveuses bipolaires. Au delà de cette région, les cellules sensorielles deviennent moins nombreuses, les cellules ciliées dominent. Puis les *cellules mucipares font leur apparition : l'ouverture du cul-de-sac est très glandulaire.* Le réseau nerveux diminue également d'importance; on le perd avant d'atteindre l'ouverture.

Je n'ai pu trouver de relation entre les filets nerveux et les cellules prismatiques ciliées. Je suis donc porté à croire, *a posteriori*, que les cellules ciliées ne sont pas neuro-épithéliales. L'aspect obtenu par Simroth dans ses dissociations, donne d'ailleurs bien plutôt l'impression d'une déchirure dans la cellule que d'un aspect normal.

De tout ce qui précède, je crois pouvoir conclure *qu'il y a continuité par l'intermédiaire d'un réseau nerveux sous-épithélial, entre les cellules ganglionnaires et les cellules de Flemming de l'invagination épithéliale.* De petites cellules nerveuses les unes multipolaires, les autres bipolaires, sont intercalées dans le réseau, soit dans le voisinage des cellules ganglionnaires, soit au contact des cellules épithéliales et de nombreuses anastomoses existent entre tous les filets.

Résumé. — L'organe de Lacaze-Duthiers chez le *Planorbis corneus* est caractérisé par des cellules ganglionnaires multipolaires de taille très variable.

Il n'y a pas à proprement parler de substance ponctuée, mais un réseau de fibrilles identiques à celui qui forme d'habitude les nerfs proprement dits, occupe toute la partie immédiatement adjacente à l'épithélium et forme un amas important au fond du cul-de-sac. Les éléments nerveux sont noyés dans la substance interstitielle du tissu conjonctif, et des éléments figurés de ce dernier tissu pénètrent dans l'intérieur du ganglion et surtout sur le pourtour de l'invagination. On y trouve aussi des fibres conjonctives.

Les prolongements des cellules ganglionnaires aboutissent en dernière analyse à des cellules de Flemming extrêmement abondantes et très grêles, et présentent sur leur trajet de petites cellules nerveuses bipolaires. Le reste de l'épithélium

est constitué par des cellules ciliées prismatiques à noyaux basilaires. Il n'y a de cellules mucipares qu'à l'entrée de l'invagination. Le rôle sécréteur de l'organe est donc absolument rudimentaire.

Si l'on fait abstraction de la pénétration du tissu nerveux par les éléments conjonctifs, on voit que l'organe de Lacaze-Duthiers ne diffère des organes sensoriels étudiés jusqu'ici que par deux points : le voisinage presque immédiat des cellules ganglionnaires et des éléments périphériques, et la forme spéciale du faisceau nerveux servant d'intermédiaire : *au lieu d'être un nerf plus ou moins ramifié*, c'est un réseau en forme de cupule doublant exactement l'invagination épithéliale. Ces deux dispositions sont évidemment la marque d'une haute différenciation de l'organe en vue d'une fonction sensorielle délicate et spécialisée. Elles ne prouvent pas que la nature de cette fonction soit essentiellement différente de celle des appareils moins parfaits et plus étendus que nous avons examinés dans les chapitres précédents.

CHAPITRE VII

ORGANE DE SPENGEL DE LA PALUDINE.

J'ai réservé pour un chapitre spécial l'organe de Spengel de la Paludine : nous trouvons en effet dans cet animal une disposition absolument unique chez les Prosobranches, et que nous pouvons bien comprendre seulement après avoir étudié l'organe de Lacaze-Duthiers des Pulmonés. La Paludine, en effet, réunit les caractères distinctifs des organes de Spengel des deux ordres : le bourrelet nerveux dépourvu d'appendice qu'on trouve chez les Ténioglosses inférieurs, et l'invagination épithéliale des Pulmonés d'eau douce. Mais ici au lieu d'un seul cul-de-sac, de deux au plus, comme on en trouve chez la Limnée, on peut en compter *une vingtaine* placés les uns à côté des autres et tous semblables entre eux.

§ 1er. — Historique.

L'organe de Spengel de la Paludine est resté longtemps méconnu.

Cuvier (2) et Leydig (7) ne le signalent et ne le figurent en aucune façon. Speyer (9), dans une monographie, souvent critiquée, à juste titre, l'a bien entrevu et dessiné à sa véritable place ; mais il l'a pris pour un simple renflement de la veine branchiale efférente. « A l'extrémité antérieure de la branchie se trouve un vaisseau court, cylindrique et gonflé. » (9, p. 17, t. I, fig. 4 et 5 ; W ; la figure montre que cette lettre désigne bien l'organe de Spengel.)

C'est M. de Lacaze-Duthiers qui, le premier, a soupçonné la nature réelle de ce petit bourrelet ; il le signale pour établir son homologie avec l'organe de Spengel filiforme et allongé du Vermet, et avec les fausses branchies bipectinées (17).

Spengel enfin n'a pas étudié ce type.

L'organe de Spengel de la Paludine est extrêmement facile à voir : il est, comme toujours, à gauche de la branchie et un peu en avant. Il a la forme d'un petit bâtonnet différent de celui de la Littorine par la régularité de son diamètre et l'absence de renflement au point où aboutit le plus gros des nerfs issus du ganglion supra-intestinal. D'autres filets nerveux, dessinés exactement dans la figure 61, s'arrêtent aussi dans le bourrelet ; un assez grand nombre passent par-dessous pour aller à la branchie. Rien de spécial, on le voit, ne semble attirer l'attention sur cet organe qui diffère peu extérieurement de ceux que nous avons étudiés.

Il est très difficile en effet d'apercevoir, sans faire de coupes, les invaginations épithéliales signalées plus haut. Si l'on détache l'organe de Spengel et qu'on le porte, sans préparation spéciale, sous le microscope, on aperçoit assez vaguement quelques taches disposées régulièrement, mais il est impossible de voir les ouvertures parce qu'elles sont cachées par le bourrelet lui-même. On peut cependant se convaincre de leur existence en séparant avec précaution les

deux lames du manteau, en colorant la lame interne et en l'examinant dans la glycérine. Si l'on a enlevé avec un pinceau l'épithélium superficiel, celui des culs-de-sac étant fortement coloré s'aperçoit assez bien sous les autres tissus restés transparents. On peut voir alors que le nombre des invaginations n'est pas constant et dépend de la taille de l'individu ; la moyenne pour les animaux adultes est d'une vingtaine. Ils sont disposés avec une grande régularité, et leur taille diminue vers les deux extrémités du bourrelet nerveux. Je me suis adressé, en outre de la *Paludina vivipara*, à deux Paludines du Tonkin, *P. cynthia* et *P. speciosa*: provenant de la collection du Muséum. Dans ces deux espèces que j'ai choisies aussi différentes que possible de notre Vivipare indigène au point de vue de la coquille, on aperçoit plus facilement les invaginations épithéliales ; quelques-unes s'ouvrent en effet plus près du milieu du bourrelet, et par conséquent ne sont plus cachées par lui ; elles sont d'ailleurs plus irrégulièrement disposées. J'ai fait des coupes dans les organes de Spengel de ces deux espèces, et, à part ce qui précède, je n'ai rien trouvé qui parût mériter une description spéciale. Je me bornerai donc dans ce chapitre à décrire la Paludine vivipare.

Des coupes transversales vont nous indiquer exactement comment ces invaginations sont disposées par rapport au bourrelet.

La figure 39 reproduit une coupe qui intéresse toute l'étendue de l'un des culs-de-sac ; ceux-ci sont, on le voit, recourbés vers la lame supérieure du manteau, mais ils ne sont contournés ni à droite ni à gauche, et gardent une grande régularité. Les coupes précédentes et suivantes ne tardent pas à atteindre l'épithélium des parois qui se trouve coupé obliquement, et l'on voit périodiquement des coupes qui intéressent uniquement la région des noyaux.

La figure 39 représente une coupe du manteau faite a plat et par suite coupant longitudinalement le bourrelet nerveux. Elle ne passe pas par l'ouverture des culs-de-sac puis-

que ceux-ci sont obliques, mais elle montre la distance qui les sépare et leur position entre le nerf et la branchie.

Au premier coup d'œil l'épithélium des culs-de-sac tranche vivement sur celui qui tapisse le bourrelet nerveux et les feuillets branchiaux adjacents : il est en effet formé en majeure partie par des cellules ciliées très étroites par rapport à leur longueur prismatique, à plateau peu différencié, à noyau toujours basilaire. Je n'ai jamais trouvé une seule cellule muqueuse. Ces derniers éléments abondent au contraire dans la région basilaire des lamelles branchiales, qui est toute voisine (à gauche sur la fig. 39) ; quelques-unes se montrent aussi sur tout le pourtour du bourrelet nerveux. Dans cette région l'épithélium est beaucoup plus haut, les noyaux se voient à tous les niveaux, de sorte que les cellules ciliées ont toutes les formes possibles et sont rétrécies en un point quelconque de leur longueur. Elles sont d'ailleurs plus larges et leur noyau est au moins deux fois plus gros ; elles sont d'ailleurs insérées par un mince filet, tandis que celles de l'invagination ont une base aussi large que le reste de la cellule.

Enfin la coloration est différente : les cellules du bourrelet absorbent vivement le picro-carminate, surtout par leurs plateaux; celles de l'invagination restent rose pâle, et inversement le bleu de méthylène éteint complètement la coloration rose des cellules de l'invagination qui, dans les coupes en deux couleurs, restent bleues ; il colore à peine les cellules ciliées du bourrelet.

Étudions maintenant le bourrelet nerveux lui-même (*n*, fig. 39 et 39 *a*). Ce n'est pas à proprement parler un ganglion : les cellules nerveuses y sont rares et petites : on en trouve des groupes à la périphérie, principalement dans l'intervalle de deux faisceaux neuro-épithéliaux; mais rien ne rappelle les volumineux éléments des Pulmonés ; nous retombons ici dans le cas général de l'organe de Spengel en bourrelet (Littorine, Cyclostome, Vermet, etc.).

Le nerf n'est pas absolument isolé dans un espace san-

guin : une lacune existe en réalité, mais elle est irrégulière, et anfractueuse, et des masses épaisses de tissu conjonctif compact, traversé par les muscles, s'étendent par places sans solution de continuité entre le nerf et l'épithélium. C'est dans ces masses conjonctives que l'on voit les énormes faisceaux nerveux qui s'échappent du nerf central et aboutissent à l'épithélium du bourrelet. Leur longueur et leur position varient beaucoup : On en voit fréquemment plusieurs en une même coupe (fig. 39). Dans certains cas, on voit ces faisceaux décrire une courbe assez sinueuse, toujours enveloppés de leur névrilème spécial qui accompagne les ramifications du nerf avant son entrée dans l'épithélium.

Des cellules nerveuses multipolaires assez nombreuses, toujours fort petites, se trouvent dans chacun des faisceaux ; elles sont identiques à celles qui existent dans l'épithélium même, sur le trajet des fibres nerveuses et qui constituent un *réseau inter-épithélial* très net et très développé.

Les cellules de Flemming se voient très bien et leur tête arrondie se détache sur le fond pourtant fortement coloré, que forme l'ensemble des plateaux. C'est surtout dans la région qui avoisine l'invagination, qu'elles se montrent en abondance. Là en effet aboutissent en très grand nombre des faisceaux qui se divisent parfois d'une manière plus nette que dans le cas figuré, et d'autres fois pénètrent en entier dans l'épithélium.

Ces faisceaux nerveux, les plus longs que l'on puisse observer dans l'organe de Spengel de la Paludine, sont immédiatement accolés aux invaginations épithéliales : leur névrilème reste cependant distinct de la membrane de soutien. Une question se pose dès lors tout naturellement : ce nerf dessert-il l'épithélium de l'invagination aussi bien que celui du bourrelet? Je ne le crois pas. En réalité l'invagination est desservie par des faisceaux spéciaux dont les uns sont à la vérité issus du nerf épithélial qui nous occupe, mais qui sont nettement limités : ils sont courts et s'étalent bien vite dans l'épaisseur de la membrane de soutien. Les

autres partent directement du gros nerf central et, se dirigeant du côté opposé au bourrelet, font plus ou moins complètement le tour de l'invagination et l'atteignent soit par le fond, soit sur les côtés. D'ailleurs j'ai été surpris de la pauvreté de l'innervation de cet épithélium, comparée surtout à la richesse inattendue de l'innervation du bourrelet. En certains points même l'épithélium de l'invagination est accolé au gros nerf central ; mais il en est encore nettement séparé et je n'ai pas vu de passage de l'un à l'autre.

Quant aux cellules neuro-épithéliales, elles ne sont nulle part aussi difficiles à apercevoir que dans le cas présent ; j'ai douté de leur existence jusqu'au jour où je les ai rencontrées dans l'organe de Lucaze-Duthiers : j'en ai dès lors trouvé un grand nombre dans les invaginations de la Paludine. Pour lever toute équivoque, j'ai fait des préparations au chlorure d'or, et j'ai comparé sur des coupes minces les deux épithéliums : ce réactif met en évidence les cellules de Flemming dans l'invagination et le bourrelet ; il permet d'observer la connection de ces éléments avec les fibres nerveuses. En sorte que l'*existence des cellules de Flemming dans les culs-de-sac épithéliaux de la Paludine* est pour moi un fait démontré.

Est-il aussi certain que les cellules des culs-de-sac ne sont pas toutes sensorielles, et que celles qui ont un noyau et un protoplasma plus coloré, une forme plus cylindrique et un petit plateau cilié, sont simplement des cellules indifférentes? Rien n'est difficile, dans le cas présent, comme de résoudre cette question. Je dois donc me contenter d'exprimer un fait *probable* en disant que la plupart des cellules épithéliales du cul-de-sac sont des cellules ciliées ordinaires, malgré leur dissemblance avec celles qu'on observe plus loin sur le bourrelet.

Comparé à ceux des Ténioglosses, l'organe de Spengel de la Paludine dérive bien évidemment de types peu différenciés, tels que celui de la Littorine, dont il diffère (en consi-

dérant seulement le bourrelet par une richesse grande d'innervation épithéliale.

Mais d'autre part l'analogie qu'il présente avec l'organe spécial des Mollusques Pulmonés, ne peut faire aucun doute : il représente *une vingtaine d'organes de Lacaze-Duthiers juxtaposés*, ou mieux si l'on se souvient que dans la Limnée existe un cul-de-sac épithélial *bifurqué*, un type compliqué et différencié d'organe de Lacaze-Duthiers. Une différence assez sensible ne peut cependant pas manquer de nous frapper : Dans l'organe de Lacaze-Duthiers existaient beaucoup de grosses cellules et peu de fibres ; c'était un ganglion tout spécial à ce point de vue : ici la structure se rapproche plutôt de celle d'un nerf, quoique les éléments ganglionnaires soient assez nombreux.

D'autre part nous avons trouvé chez les Prosobranches mêmes toutes les transitions entre un nerf et un ganglion : la différence constatée n'a donc pas une importance fondamentale. Il reste donc à expliquer le nombre si considérable des invaginations chez la Paludine. Or il est presque évident *a priori* que ce nombre croît à mesure que l'animal grandit ; j'ai vérifié ce fait en examinant sur des coupes une petite Paludine non encore éclose, mais déjà grande de 2 millimètres environ, elle avait neuf invaginations au lieu de vingt. Or on sait qu'il y a deux culs-de-sac chez la Limnée ; l'écart serait certainement réduit encore si l'on s'adressait à des embryons plus jeunes, et peut-être arriverait-on à trouver un stade qui rappellerait davantage la disposition de l'organe de Lacaze-Duthiers. Malheureusement nous ne savons rien sur le développement de l'organe de Spengel (sauf chez les Bithynies) et peu de choses sur celui de l'organe de Lacaze-Duthiers (voir plus haut, Ire partie).

Je n'entends pas dire par là, bien entendu, que la Paludine descende des Pulmonés ; mais en admettant que des faits de même ordre soient constatés pour les principaux organes on pourrait peut-être trouver que l'embryon de Paludine est plus rapproché que toute autre forme de Proso-

branches du type ancestral d'où dérivent des Pulmonés. C'est une hypothèse que Simroth a longuement développée (34).

Au point de vue des fonctions de l'organe de Spengel de la Paludine, nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses. Mais si, de l'identité de structure, nous pouvons conclure à l'identité de fonction, nous dirons que le rôle de l'organe de Lacaze et celui de l'organe de Spengel sont réunis ici dans un seul et même organe. Ces deux fonctions sont-elles distinctes? Peut-être y a-t-il là simplement une différence de degré, ou de perfectionnement dans les sensations, analogue à celle qui distingue l'irritabilité des muqueuses sous l'action des substances chimiques à l'état de gaz ou de vapeurs, de l'olfaction proprement dite.

Mais si, comme toujours, la fonction de l'organe reste problématique, sa signification morphologique est plus claire. Nous pouvons l'énoncer brièvement et *résumer* en même temps ce chapitre en disant qu'*il réunit les dispositions caractéristiques des Ténioglosses inférieurs et des Pulmonés d'eau douce, et présente ainsi un curieux cas de transition*, *le seul qui ait jusqu'ici été signalé*, *entre l'organe de Spengel et l'organe de Lacaze-Duthiers*.

CHAPITRE VIII

ORGANE DE SPENGEL DES OPISTHOBRANCHES.

Le but que je me suis proposé dans ce travail n'est pas de revoir point par point le mémoire de Spengel et de rechercher dans chacun des cas qu'il a examinés, si c'est à juste titre qu'il a attribué à telle ou telle partie de l'organisme le rôle d'organe sensoriel. Par suite je crois être en droit de laisser de côté, au moins provisoirement, l'examen des Hétéropodes et des Ptéropodes, ainsi que la plupart des types si nombreux et si dissemblables d'Opisthobranches : Spengel lui-même n'est d'ailleurs pas allé bien loin dans

cette voie. Cependant je ne puis me dispenser d'appeler l'attention sur le groupe qui renferme les animaux les plus élevés en organisation, et en même temps les moins éloignés. Il y a pour nous un certain intérêt à savoir si le ganglion branchial des Tectibranches, placé par rapport à la branchie exactement comme celui des Diotocardes, a sous sa dépendance des nerfs sensoriels, comme l'a supposé Spengel.

L'étude de ce ganglion a été faite avec soin chez les *Bullidés* par M. Vayssière (*1*), au point de vue morphologique. Les déductions de cet habile anatomiste ont pour nous un grand intérêt et nous y reviendrons plus loin. Mais ce mémoire étant antérieur à celui de Spengel, l'auteur ne se préoccupe naturellement pas de la comparaison de ce ganglion avec la fausse branchie. Dans un travail ultérieur, M. Vayssière admet comme démontrées les hypothèses de Spengel et substitue le nom d'organe olfactif à celui de ganglion branchial.

Ces hypothèses sont formulées très brièvement par Spengel, et je crois devoir citer ici complètement la description de cet auteur :

« L'organe olfactif chez le *Gastropteron Meckelii* est le ganglion décrit par Jhering comme ganglion du nerf branchial, au milieu de l'espace qui s'étend entre la partie antérieure de la branchie et la partie postérieure du disque frontal » et plus loin : chez le *Doridium aplysiæforme* le nerf issu du ganglion viscéral postérieur « forme un ganglion qui n'est pas autre chose que le ganglion olfactif; au-dessus de lui s'étend un organe olfactif clair, parsemé de pigment brun. »

Je me suis proposé de rechercher : 1° si le ganglion branchial envoie réellement des filets à l'épithélium ; 2° si le nerf qui naît de ce ganglion et dessert la branchie est un nerf sensoriel comme chez les Diotocardes. J'ai étudié à cet effet la *Bulla hydatis* et la *Philine aperta* que je recevais en abondance d'Arcachon, et le *Doridium membranaceum* dont j'ai rapporté de Naples de beaux échantillons. La des-

cription suivante s'applique spécialement au genre *Bulla*.

Je me suis rarement trouvé en présence d'un cas où le point en litige soit aussi facile à débrouiller. Le ganglion branchial en effet est limité avec une précision remarquable par un névrilème très résistant, d'épaisseur constante, présentant à sa surface interne, contre les éléments nerveux, une lame d'épaississement identique à celle qui double extérieurement la membrane de soutien de l'épithélium (fig. 60). On voit des faisceaux assez nombreux et épars bordés de leur névrilème, s'échapper du ganglion et se porter vers l'épithélium, après s'être parfois ramifiés sur leur trajet. Le faisceau sensoriel traverse d'abord un espace lacunaire (*s*, fig. 60), qui entoure le ganglion presque de toutes parts. Puis il pénètre dans la couche cutanée constituée, comme d'habitude, par une matière compacte et fibrillaire, renfermant des éléments musculaires. L'épithélium est plus haut en face du ganglion que dans les régions voisines; sa surface libre présente des mamelons assez développés dus à l'inégalité de longueur des cellules épithéliales. Les terminaisons nerveuses se montrent en groupes assez serrés directement en face des puits par où cheminent les faisceaux. Elles sont généralement grèles et quelques-unes cependant ont un noyau volumineux (*ne*, fig. 60) ; toutes ont des têtes étroites et peu visibles. On en trouve une grande quantité, isolés, ou en petits groupes, sur tout le tégument à une distance assez grande du ganglion branchial. Des cellules muqueuses se voient dans cette région aussi bien que partout ailleurs.

Cette description et la figure qui s'y rapporte (fig. 60) prouvent une analogie réelle avec les cas précédemment examinés des Diotocardes et surtout de la Patelle (abstraction faite de la branchie rudimentaire, fig. 59). Mais une différence frappante consiste dans le petit nombre et les dimensions énormes des cellules nerveuses du ganglion : ceci n'est d'ailleurs pas spécial à l'organe dont il s'agit; on sait que les éléments ganglionnaires des Opisthobranches sont parmi les plus gros des Mollusques; ce fait a été utilisé par

M. Vignal dans ses recherches sur les centres nerveux des Invertébrés. Il m'a permis de vérifier avec une grande certitude plusieurs des détails histologiques que j'ai donnés plus haut à propos de l'organe de Lacaze-Duthiers.

Je crois inutile de reprendre une description semblable pour la Philine; les différences avec la Bulle sont dénuées d'intérêt. Il en est de même en ce qui concerne l'*Aplysia punctata* qui présente exactement la même disposition. Ce qui précède suffit à établir que *dans les deux grandes familles de Tectibranches* (*Bullidés et Aplysidés*) *il existe un organe sensoriel semblable à celui des Diotocardes, et comme lui sous la dépendance du ganglion branchial.*

Mais, en outre de ces deux groupes importants, il existe encore parmi les Tectibranches des types qui, pour être moins riches en espèces, n'en sont pas moins intéressants : tels sont le *Pleurobranche* et l'*Ombrelle*. Les belles recherches de LACAZE-DUTHIERS (*14*) et de MOQUIN-TANDON (*24 bis*) nous ont fait connaître respectivement le système nerveux de ces animaux dans ses moindres détails; elles nous apprennent qu'ils sont dépourvus de ganglion branchial. Mais dans l'Ombrelle en particulier, on trouve tout le long du vaisseau branchial efférent, ici particulièrement large, un riche réseau nerveux à mailles irrégulières, desservi par le nerf palléo-branchial.

SPENGEL ne paraît pas avoir attaché d'importance à cette disposition ; partout où il ne trouve pas de ganglion ou de bourrelet, il déclare n'avoir pas réussi à trouver l'organe olfactif. Or si l'on fait dans la branchie des coupes transversales, normales par conséquent à la paroi du vaisseau en question, on voit très facilement plusieurs des filets nerveux passer tangentiellement dans l'épithélium et aboutir à des îlots où les cellules neuro-épithéliales mêlées d'ailleurs, comme d'habitude, aux cellules ciliées, établissent un contraste assez tranché avec l'épithélium très régulier avoisinant. Il existe donc, le long de la *branchie de l'Ombrelle*, *malgré l'absence de ganglion*, *une sorte d'organe de Spengel*

diffus dépendant, non pas d'un nerf unique, comme chez les Diotocardes, mais d'un réseau, et ne différant pas par d'autres caractères de ceux que nous avons décrits dans ce dernier groupe.

En résumé, chez les Tectibranches, *tantôt il existe un ganglion à la base de la branchie, tantôt on trouve un réseau nerveux le long du support branchial; ce ganglion ou ce réseau envoient à l'épithélium des filets assez volumineux, aboutissant à des cellules de Flemming faciles à reconnaître au milieu d'un épithélium à larges éléments.*

CHAPITRE IX

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DE L'ORGANE DE SPENGEL ET DU GANGLION BRANCHIAL.

Pour compléter l'étude de l'organe de Spengel et pouvoir établir son identité morphologique dans la série des Gastéropodes, nous avons à reprendre une importante question de morphologie que nous avons à dessein laissée de côté jusqu'ici. Je veux parler de la détermination morphologique du ganglion qui se trouve à la base de la branchie des Diotocardes et que nous avons appelé *ganglion branchial*, pour ne rien préjuger de ses fonctions ni de ses homologies. Cette détermination s'impose dès qu'on veut comparer le système nerveux des Diotocardes avec celui des Monotocardes, et établir par suite le plan général du système nerveux des Prosobranches; elle permettra aussi, dès qu'elle sera établie avec certitude, d'aborder la comparaison entre le système nerveux de ces derniers, et celui des Opisthobranches Tectibranches.

Les opinions émises dans les dix dernières années sont, au sujet de ce ganglion, tellement divergentes, qu'il est indispensable de présenter un tableau des différentes homologies qui ont été proposées pour les ganglions qui nous occupent.

Pour Spengel, les ganglions branchiaux des Diotocardes, avec le nerf volumineux qui y prend naissance, sont les homologues de la fausse branchie des Monotocardes, des ganglions branchiaux des Hétéropodes et des Opisthobranches Tectibranches, de l'organe cilié de Gegenbaur chez les Ptéropodes : ce sont des *organes olfactifs*.

Pour Bela Haller (52), le rôle olfactif de ces ganglions ne doit pas l'emporter sur la fonction d'innervation de la branchie; ce sont des ganglions *branchiaux* au sens téléologique du mot, qui, « dans les systèmes nerveux concentrés de formes dérivées, munies d'une seule branchie, peuvent manquer ou être inclus dans le ganglion supra-intestinal. »

Jhering (57) (1885) persiste dans son opinion antérieure au sujet de la fausse branchie : « Les branchies rudimentaires des Prosobranches ne peuvent pas être considérées comme organe olfactif, et identifiées avec l'organe de Lacaze des Limnées et des Stéganobranches, avec lequel elles n'ont absolument rien à voir. »

M. Bouvier (61) discute longuement la question, et en comparant les nerfs émis par les ganglions branchiaux des Rhipidoglosses d'une part, et de l'autre par les ganglions *supra* ou *sus-intestinaux* des Pectinibranches, fait observer que ce sont identiquement les mêmes nerfs : les ganglions en question sont donc *homologues*. L'homologue de la fausse branchie doit donc être cherchée chez les Diotocardes dans le nerf volumineux qui suit le bord libre du support branchial; de là résulte que tous les centres nerveux qui se rencontrent dans l'un des deux groupes sont aussi représentés dans l'autre, à l'exception du ganglion sous-intestinal, qui manque chez les Trochidés.

En résumé, si l'on considère tous les organes en litige, fausse branchie, ganglion branchial des Diotocardes et des Opisthobranches, organe de Lacaze-Duthiers des Pulmonés,

1° Pour *Spengel*, il n'y a là morphologiquement qu'un seul organe (organe olfactif);

2° Pour *M. Bouvier*, il y a deux organes morphologique-

ment distincts : 1° fausse branchie et nerf du support branchial des Diotocardes ; 2° ganglion branchial et ganglion sus-intestinal ;

3° Pour *Bela Haller*, il y en a trois : 1° fausse branchie ; 2° ganglion branchial ; 3° ganglion sus-intestinal.

4° Pour *Jhering*, il y en a quatre : 1° branchie rudimentaire ; 2° organe de Lacaze ; 3° ganglion supra-intestinal ; 4° ganglion branchial. Je n'ai pas à revenir sur l'inexactitude de l'opinion consistant à considérer l'organe bipectiné comme branchie rudimentaire.

Pour établir qu'un organe nerveux quelconque représente bien ce qu'il appelle organe olfactif, Spengel s'appuie en définitive sur deux faits : 1° l'organe en question émet des filets vers l'épithélium ; 2° il reçoit un gros nerf issu du ganglion supra ou sub-intestinal, ou, à son défaut du ganglion palléal. Voyons ce qu'il faut penser de la première preuve.

Il est exact que partout où Spengel place son organe olfactif, il existe des filets neuro-épithéliaux ; mais ce fait est-il spécial à l'organe de Spengel? Comme on va le voir dans la suite de ce travail, j'ai retrouvé des filets analogues dans les régions les plus diverses du manteau, même dans la glande à mucus, et je montre qu'il existe au tranchant de chaque lamelle branchiale une disposition rappelant celle de l'organe de Spengel des Diotocardes inférieurs ; la généralité de cette disposition, sans doute très intéressante, prouve qu'il est impossible d'en tirer des indications, relativement à l'*homologie* des organes douteux. De plus, chez les Diotocardes inférieurs, l'organe de Spengel n'est pas différencié en tant qu'organe sensoriel ; il ne commence à se localiser que chez les Trochidés et surtout chez l'Haliotide. Enfin, l'identité des terminaisons nerveuses avec toutes celles qui ont été vues dans les régions sensorielles du manteau est complète ; ces éléments ne peuvent donc guère servir à la détermination de l'organe, et rien ne nous permet d'affirmer *a priori* que nous soyons en présence d'un organe présentant des fonctions spéciales.

Par conséquent, dans les cas de différenciation minimum qui sont précisément les cas douteux, il nous faudra faire appel *uniquement* au principe des connexions pour résoudre la difficulté.

Mais, à ce second point de vue, le raisonnement de Spengel manque un peu de précision. Toutes les fois que le ganglion supra-intestinal existe, il envoie un nerf volumineux qui se termine dans l'organe olfactif : telle est la notion qui se dégage de la lecture du texte et de l'examen des figures de Spengel. Mais que se passe-t-il quand le ganglion supra-intestinal n'est pas distinct, ce qui est le cas des Diotocardes? Alors le nerf se confond avec la commissure viscérale et naît directement du ganglion palléal. Telle est, en résumé, l'argumentation que Spengel emploie implicitement pour prouver l'unité morphologique de l'organe olfactif. Il est clair qu'elle n'exclut en aucune façon ni l'hypothèse de Bela Haller ni celle de Bouvier, et que l'organe en question peut aussi bien, dans ces conditions, représenter soit le ganglion supra-intestinal lui-même, soit un ganglion spécial, puisque dans les deux cas les relations avec le ganglion palléal restent les mêmes.

Il faut donc s'adresser non seulement aux nerfs aboutissant à l'organe de Spengel, mais aussi à ceux qui en partent ; c'est ce qu'a fait Bela Haller. Spengel avait négligé d'examiner les filets issus du ganglion et allant aux organes voisins. Cependant depuis longtemps M. de Lacaze-Duthiers savait qu'il existait dans le support branchial, outre le nerf respirateur externe, qui est pour nous un nerf exclusivement sensoriel, un nerf respirateur interne (1), qui se distribuait aux feuillets branchial (Spengel reproduit d'ailleurs le schema proposé par le savant français).

Dans la Fissurelle et les Néritidés il n'existe *qu'un nerf* de ce côté du support branchial, mais ce nerf envoie des filets aux feuillets, et joue ainsi à lui seul le rôle des

(1) Ce dernier nerf a été retrouvé chez les Trochidés par B. Haller et Bouvier. Il est figuré pl. VIII, fig. 23, NI.

deux précédents. De plus, dans la Fissurelle, les Trochidés et l'Haliotide, d'autres filets nerveux, en nombre variable, sont issus du même ganglion et desservent le manteau dans les régions voisines. Dans l'Haliotide, l'un de ces nerfs, décrit par M. de Lacaze-Duthiers et Bouvier comme palléal, innerverait le *péritoine* (?) d'après Bela Haller. J'ai pu sans difficulté observer ce nerf dont on voit nettement les rameaux se distribuer dans le manteau, à sa partie antérieure, contrairement à l'opinion du savant allemand.

Tout ce qui précède montre que chez les Diotocardes, le ganglion branchial n'est pas un organe terminal, comme l'organe de Lacaze-Duthiers des Pulmonés : c'est un appareil d'innervation, qui tient sous sa dépendance la *branchie* tout entière, aussi bien pour ses parties musculaires que pour ses régions sensorielles, et quelquefois une partie du manteau et peut-être l'oreillette.

Que se passe-t-il, au contraire, dans la fausse branchie des Monotocardes? On sait, depuis M. de Lacaze-Duthiers, qu'elle reçoit un certain nombre de nerfs, dont un très puissant, et que d'autres nerfs passent sur la face dorsale de cet organe sans s'y arrêter. J'ai pu vérifier d'autre part, soit en examinant des coupes, soit en disséquant avec soin les nerfs qui passent sous l'organe, que *jamais* il n'existe de nerf ayant son origine dans le ganglion de la fausse branchie et se dirigeant du côté de la branchie; que jamais un nerf ne passe à travers la partie nerveuse de ce ganglion sans s'y arrêter. L'on trouve au contraire fréquemment des nerfs se divisant près du ganglion et envoyant une branche à la fausse branchie et l'autre à la branchie. D'ailleurs, tant pour le cas de la fausse branchie filiforme que pour celui de la fausse branchie bipectinée, le ganglion qui constitue la partie fondamentale de cet organe émet principalement des nerfs sensitifs; le système musculaire est d'ailleurs peu développé et je n'ai pas pu trouver les filets moteurs.

La fausse branchie des Monotocardes considérée dans son ensemble est donc un *appareil terminal*. Il est naturel

qu'un organe nerveux aussi important soit relié aux centres palléaux par un gros nerf; mais, il faut le remarquer, ce nerf n'est issu directement ni de la commissure ni du ganglion supra-intestinal, comme chez les Diotocardes; il part généralement *de la commissure palléale* de Bouvier, ou du plexus palléal qui a cette commissure pour point de départ; son existence, en tant que nerf spécialement volumineux et différencié, est fréquente, mais n'est pas plus générale que celle d'un renflement ganglionnaire sur le trajet de cette commissure.

En somme, toute cette partie du manteau est sous la dépendance d'un riche plexus palléal et non pas d'un nerf unique; à la formation de ce plexus prennent part principalement des filets issus du ganglion palléal droit et du ganglion supra-intestinal, auxquels viennent s'ajouter dans les cas de différenciation maximum des nerfs ayant leur origine dans le ganglion palléal gauche, comme le montrent les figures données par Bouvier pour les Cérithidés, le Triton, etc. La disposition est encore plus nette chez la Ranelle et la Cassidaire.

Rappelons de plus un fait sur lequel j'ai déjà eu l'occasion d'insister et qui trouve ici son application. Dans les cas de différenciation minimum, lorsque la fausse branchie est réduite à un filet plus ou moins allongé (Paludine, Littorine, Cyclostome, Vermet), la partie centrale *n'est pas en réalité un ganglion*, comme semblait le faire prévoir l'hypothèse de Spengel. C'est un nerf qui n'est pas plus ganglionnaire que le nerf sensoriel volumineux du support branchial des Diotocardes : la multiplication des cellules nerveuses autour de ce nerf se fait parallèlement au développement des feuillets de la fausse branchie.

Pour toutes ces raisons, nous sommes, je le pense, autorisé à ne pas admettre rigoureussment l'homologie affirmée par Spengel entre la fausse branchie et le *ganglion* branchial.

Il semble résulter au contraire des faits précédemment

énoncés que *la fausse branchie est homologue seulement du nerf respirateur externe.* Mais pour pouvoir défendre cette assertion, il faut savoir d'abord ce que c'est que le ganglion branchial lui-même. Est-ce un ganglion spécial? Est-ce l'homologue de l'un des ganglions supra ou sub-intestinal? Cette dernière hypothèse est celle qu'admet M. Bouvier : nous allons maintenant l'examiner.

Des objections sérieuses peuvent être présentées contre cette dernière manière de voir. Si les deux ganglions en question se présentaient toujours isolément, l'un chez les Monotocardes, l'autre chez les Diotocardes, l'identité des nerfs issus des deux ganglions prouverait nettement leur homologie. Mais que doit-on penser des cas où ils coexistent (la Fissurelle, la Valvée et la Tecture), et des cas où ils manquent tous les deux (*Néritidés*)?

Pour résoudre cette question délicate, quittons un instant les Prosobranches et adressons-nous aux Bullidés, dont le système nerveux a été si bien étudié par M. Vayssière (*11*). Si l'on examine les figures données par cet auteur, on verra que rien n'est plus variable que le nombre des ganglions situés sur la commissure viscérale, entre le ganglion cérébroïde droit et le ganglion branchial (1).

Or, chez le *Gastropteron*, il existe un seul ganglion sur la commissure (c'est le ganglion palléal proprement dit). Il y en a deux chez le *Doridium*, deux également chez la *Philine*, mais le nerf branchial naît de la commissure un peu au delà du troisième ganglion; un troisième ganglion apparaît à l'origine de ce nerf chez le *Scaphander* et la *Bulla*. M. Vayssière a d'ailleurs appelé lui-même l'attention sur ces curieuses variations (p. 107).

La conclusion s'impose : ce qu'il y a ici de constant, c'est le ganglion *palléal* et le ganglion *branchial*; ce dernier, situé

(1) Ce ganglion est toujours situé sur un nerf distinct; il ne manque jamais. On remarquera peut-être que M. Vayssière a négligé de le signaler et de le figurer chez la Philine; j'ai vérifié son existence, et je n'attache pas grande importance à ce léger oubli de l'habile anatomiste.

loin du précédent dans tous les cas, a bien la branchie comme principale dépendance ; nous avons vu que de plus il envoie des filets à l'épithélium. Voyons si des conclusions analogues sont applicables aux Prosobranches. Chez les Diotocardes, le ganglion branchial qui est bien évidemment l'homologue de celui des Tectibranches, ne manque jamais, il est même vaguement représenté chez les Néritidés, assez loin de l'origine de la commissure. Entre lui et le ganglion palléal s'interpose un ganglion nouveau chez la Tecture et la Fissurelle ; ce ganglion manque au contraire chez le *Trochus* et l'*Haliotis*. Quand il existe, ce ganglion nouveau, ou ganglion de relais, porte le nom de ganglion supra-intestinal (1). Il peut être dédoublé (*Doridium*, *Philine*), ou même divisé en trois (*Bulla*, *Scaphander*). Il est unique et constant chez les Monotocardes. Dans ces derniers, la transformation de la branchie a entraîné la disparition du ganglion branchial, caractéristique des formes anciennes.

On voit que l'opinion qui me paraît la mieux justifiée est en somme celle de B. Haller. Au surplus, celle de M. Bouvier n'en est pas aussi éloignée que son auteur semble l'indiquer. « Tout organe, dit-il en effet, qui reçoit un faisceau de nerfs nombreux et importants, est pourvu d'un ganglion accessoire, servant de relais, situé à la base du faisceau... Par conséquent, un ou deux ganglions accessoires se formeront à la base de la branchie, sur le trajet des nerfs encore unis en un seul tronc (Aspidobranches), soit à leur origine sur la commissure (Pectinibranches), aux deux endroits à la fois chez la Fissurelle. » Il est impossible de ne pas souscrire à cette assertion de l'auteur qui a si habilement interprété ses patientes recherches. On peut seulement se proposer de la préciser, et de montrer comment les variations dans la position de ces ganglions sont liées aux différences

(1) Il va sans dire que nous considérons uniquement le côté gauche, qui conserve toujours la branchie et les organes qui sont liés à son existence. S'il existe une branchie droite, les mêmes conclusions s'appliquent (Fissurelle, Haliotis).

dans le développement de l'organe sensoriel. C'est ce qui nous reste à faire maintenant en résumant les conclusions auxquelles nous conduit la première partie de ce travail.

Conclusions. — 1° Il existe chez les Bullidés, les Aplysidés et les Diotocardes un ganglion branchial qui innerve la branchie tout entière, et une portion du manteau de plus en plus faible quand on s'élève dans l'échelle des Prosobranches; chez tous les types, sauf les Fissurellidés, il envoie des filets à l'épithélium. De plus, chez les Fissurellidés, le nerf du support branchial est en même temps sensoriel, tandis que chez les Trochidés et les Haliotidés, ce rôle est dévolu à un nerf spécial situé, près du précédent, le long du support branchial. Chez les Fissurellidés apparaît un ganglion supra-intestinal.

2° Chez les Néritidés, les Tectures et les Valvées il n'y a plus de ganglion branchial bien différencié. Un ganglion supra-intestinal peut ou non exister à l'origine de la commissure, et la région sensorielle se trouve transportée le long du trajet du nerf branchial.

3° Chez tous les Monotocardes il n'y a plus trace de ganglion branchial. La zone sensorielle s'est différenciée en un organe d'abord assez simple, puis plus compliqué. On peut d'ailleurs relier ces deux cas par une hypothèse extrêmement simple, et qui me semble s'imposer à l'esprit. Si l'on veut passer de la branchie bipectinée des Trochidés et des Néritidés à la branchie des Monotocardes, la seule supposition plausible consiste à supposer qu'il y a eu soudure du manteau avec cette lame transversale qui prolonge de part et d'autre le support branchial et divise la cavité palléale en deux étages; par ce fait, tous les feuillets de la face supérieure disparaissent (1). (Remarquons que chez les Monodontes ils sont déjà, dans la partie postérieure de la branchie, bien plus réduits que ceux de la face inférieure.) Dès lors le nerf branchial sinueux des Néritidés passe dans le manteau;

(1) Le manteau est, comme toujours, supposé en place sur l'animal.

supposons que le petit renflement *allongé* qu'il possède s'exagère un peu, et nous arrivons au bourrelet des Monotocardes inférieurs. Ce dernier, chose curieuse, se continue parfois à sa partie antérieure par un filet qui va à la branchie et qui pourrait ainsi représenter la suite du nerf branchial. Les autres modifications s'expliquent d'elles-mêmes, et nous voyons le riche plexus palléal des Ténioglosses Siphonostomes et des Rachiglosses s'effectuer d'une manière tout à fait graduelle (1).

4° L'organe de Spengel est ainsi différencié en un organe terminal, sous lequel passent sans s'arrêter les nerfs destinés à la branchie; or, si l'on suppose que celle-ci soit supprimée, comme cela a lieu chez les Pulmonés, en partant d'un cas analogue à celui de la Paludine, nous n'avons pas de peine à retrouver l'organe de Lacaze-Duthiers; celui-ci est innervé par le deuxième ganglion du centre asymétrique qui correspond à l'un des deux ganglions supra-ou sub-intestinal; c'est un organe terminal; il présente une invagination épithéliale qui se retrouve plusieurs fois répétée chez la Paludine. Pour toutes ces raisons, son homologie avec la fausse branchie ne me semble guère pouvoir être mise en doute. Peut-être trouvera-t-on plus tard en reprenant l'étude du développement de la Paludine d'autres termes de transition.

Si l'on veut bien se résoudre à considérer ces stades successifs de différenciation et de balancement qui me semblent se présenter avec une simplicité remarquable, sans essayer de renfermer des faits aussi complexes, dans telle ou telle formule exclusive où, sous prétexte de comparaison rigoureuse, on arrive, suivant le point de vue auquel on se place, à exprimer les mêmes idées dans des termes en apparence contradictoires, on pourra, je l'espère, sortir de la confusion qui semble régner encore au sujet de ces questions délicates.

(1) L'étude de l'appareil circulatoire nous donnera une nouvelle preuve à l'appui de cette hypothèse de la soudure de la branchie au manteau.

TROISIÈME PARTIE

STRUCTURE DE LA BRANCHIE

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE DE LA BRANCHIE DE LA CASSIDAIRE.

Dans les lamelles branchiales des Prosobranches il faut distinguer les éléments suivants :

1° La membrane de soutien, qui n'est qu'un repli de la lame palléale interne;

2° A l'intérieur, des éléments conjonctifs et musculaires;

3° A l'extérieur, l'épithélium ;

4° Enfin les éléments nerveux situés en partie à l'intérieur, en partie à l'extérieur de la membrane basilaire.

Étudions en détail chacune de ces formations et commençons par les Ténioglosses Siphonostomes (Ranelle, Cassidaire, Cassis, Dolium, Strombe, etc.), où chacun des tissus se présente avec une différenciation et un développement qui en facilitent beaucoup l'examen.

Pour étudier la membrane de soutien et les tissus situés à l'intérieur du feuillet, le meilleur procédé consiste à se débarrasser de l'épithélium et à examiner ensuite le feuillet par transparence ; j'ai employé à cet effet les divers réactifs dissociants et colorants, signalés plus haut à propos de la fausse branchie ; j'ai obtenu aussi par les coupes des résultats importants. Enfin j'ai réussi, dans beaucoup de cas, à fendre en deux lames l'un des feuillets branchiaux et à dissocier les éléments contenus à l'intérieur. Voici les résultats que j'ai obtenus par ces diverses méthodes.

§ 1. — **Membrane de soutien.**

La membrane de soutien constitue un support fortement résistant, mais présentant constamment un renflement notable qui règne sur chacune des deux faces le long du bord gauche ou efférent de chaque feuillet.

Cet épaississement est considéré généralement comme formé d'un tissu *cartilagineux* (*Ep*, fig. 12, 14). Nous nous sommes déjà expliqué sur ce point à propos de la tige rigide qui soutien le support branchial des Diotocardes; la substance qu'on rencontre dans les feuillets branchiaux est exactement de même nature : l'identité de consistance et de capacité d'absorption aux réactifs, l'absence d'éléments figurés et la présence de stries parallèles d'accroissement ne laissent aucun doute à cet égard. Il n'y a donc pas lieu de la considérer comme une formation cartilagineuse indépendante du tissu adjacent : elle n'en est que la continuation et n'en diffère que par l'absence d'éléments figurés.

Une objection se présente immédiatement à l'opinion qui précède : nous avons décrit en effet chez le *Monodonta* une assise de cellules vésiculaires qui limite intérieurement l'épaississement principal : nous avons comparé ces éléments à des cellules formatives et nous avons admis qu'ils pouvaient jouer un rôle dans la production de cet épaississement. Leur absence dans le feuillet branchial semble infirmer cette manière de voir. Je ne crois pas cependant que nous soyons ici en présence d'une sérieuse difficulté d'interprétation.

En effet, comme dans le Monodonta, l'épaississement et la portion mince ne diffèrent pas essentiellement : la modification porte uniquement sur un accroissement de substance interstitielle ; or cet accroissement peut se manifester aussi bien autour d'éléments plasmatiques que d'éléments étoilés; c'est ce dernier cas que l'on observe ici. Ces considérations seront d'ailleurs reprises (V^{e} partie, ch. II).

Je ne reviendrai pas sur la membrane de soutien à propos des autres animaux; pas suite, je crois pouvoir placer ici

une courte remarque relative à la branchie de l'Haliotide.

On sait que cet animal a été étudié par M. Wegmann. Cet auteur s'est préoccupé à juste titre du stylet « hyalin transparent » qui suit le bord veineux des lamelles. Mais il le considère comme un « squelette *recouvert* par un tissu cellulaire qui formerait la lamelle branchiale. Sur les bords, ce tissu est plus épais et forme en quelque sorte un cadre dans lequel est tendue la membrane mince qui contient les vaisseaux transverses et le réseau capillaire. » M. Wegmann semble donc placer le réseau sanguin et le tissu conjonctif *en dehors* de ce qu'il appelle le *squelette* du feuillet. Cette erreur provient en réalité d'une connaissance insuffisante du tissu épithélial. Comme ici ce dernier tissu occupe à lui seul plus des deux tiers de l'épaisseur totale du feuillet (fig. 44), sa nature semble avoir été complètement méconnue par M. Wegmann, comme elle l'était du temps de Williams. Cet auteur considérait comme *épithélium* seulement l'extrême surface des cellules de revêtement. Une méprise analogue a été commise, nous l'avons vu, par M. Boutan à propos de l'organe de Spengel de la Fissurelle où existent des éléments épithéliaux encore bien plus longs.

On est étonné de voir de semblables erreurs commises à propos d'organes aussi simples en réalité.

En somme, l'appareil de soutien d'un feuillet respiratoire est simplement une membrane conjonctive repliée de manière à former un sac très aplati ; la face externe est épaissie sur toute la surface, mais particulièrement au bord afférent ; cet épaississement est absolument anhiste. A l'extérieur, une seule couche d'épithélium ; à l'intérieur, des espaces sanguins.

§ 2. — Cellules étoilées du tissu conjonctif.

Occupons-nous maintenant des éléments figurés du tissu conjonctif qu'on trouve dans la portion interne de la membrane de soutien, au-dessous de l'épaississement superficiel. Ces éléments sont noyés dans une substance *continue*,

élastique, très faiblement apte à absorber les réactifs colorants. Les cavités de cette substance constituent les espaces sanguins.

Les éléments les plus abondants dans toute la lamelle sont des cellules étoilées, anastomosées et groupées de diverses manières. Tantôt elles sont isolées ; d'autres fois elles sont réunies par petits paquets, et alors peuvent être assez rapprochées pour avoir des faces communes presque planes ; de ces îlots partent des prolongements ramifiés qui vont s'anastomoser avec ceux des îlots voisins. Enfin, sans être absolument accolées les unes aux autres, elles peuvent être assez serrées pour constituer un amas spongieux visible sur chacune des faces, ou même occupant tout l'espace compris entre les deux membranes basilaires. Les espaces sanguins sont alors dans ces régions très resserrés ou même complètement supprimés. Un rachis conjonctif épais, constitué de cette manière, se retrouve à la partie basilaire des lamelles branchiales de tous les types ; il s'étend plus ou moins vers la pointe du feuillet, et par suite délimite un sinus afférent et un sinus efférent. Ce rachis est très développé chez la Paludine où il a été vu par Leydig ; il l'est beaucoup moins chez la Cassidaire et les types élevés. Il est facile de vérifier que les cellules qui le composent sont accolées ou anastomosées entre elles.

Partout ailleurs les éléments multipolaires sont associés par groupes de cinq ou six au plus. C'est toujours dans la région recouverte par l'épaississement de la membrane de soutien, c'est-à-dire autour du vaisseau efférent, que se rencontrent les îlots les plus gros, les plus isolés et les mieux alignés. Rien n'est plus facile alors que d'observer les prolongements irréguliers, ramifiés et souvent fort longs de ces petites cellules conjonctives qui s'anastoment manifestement entre elles. Du côté interne de ce sinus, ces éléments sont au contraire petits et serrés, de manière à constituer une digue plus ou moins imparfaite pour séparer le sinus en question du reste du feuillet. Dans les autres régions, les éléments multipolaires sont souvent isolés, et, en profitant de l'absence de

replis dans le feuillet de la Cassidaire, on peut observer de beaux réseaux protoplasmiques analogues à celui que j'ai dessiné à la chambre claire dans la figure 13. L'aspect de ces diverses régions se voit sur la figure 42.

Il n'existe pas de cellules vésiculaires dans les feuillets de la branchie.

§ 3. — **Fibres transversales.**

L'examen le plus superficiel permet d'observer de *fortes trabécules* traversant le feuillet de part en part et réunissant les deux lames conjonctives normalement à chacune d'elles. On peut les étudier soit par des coupes, soit en séparant les lames d'un feuillet branchial, soit même en examinant simplement par transparence les différentes places d'une lamelle. Chacune d'elles *est constituée par une ou plusieurs fibres musculaires, normales à la membrane basilaire et entourées d'une gaine conjonctive en continuité avec les lames qui doublent intérieurement la membrane basilaire* (fig. 48, *a*, *b*, *c*, *d*).

Est-il absolument indispensable, pour pouvoir affirmer qu'un élément est musculaire, de l'avoir vu directement se contracter? Je ne le pense pas. L'observation directe, toujours préférable à tout autre procédé d'investigation, est ici, comme dans bien d'autres cas, tout à fait impossible. Les connexions, les analogies de forme et de coloration peuvent, dans une certaine mesure, suppléer à l'examen de la fonction et servir même à déterminer celle-ci avec un certain degré de probabilité.

Or, dans toutes les trabécules dont il s'agit, existe une partie centrale, presque homogène en apparence, mais présentant cependant des stries longitudinales visibles sur les coupes traitées par l'acide chromique et fortement colorées; cette substance se comporte sous l'action des réactifs colorants exactement comme les fibres dont la nature musculaire ne peut être mise en doute; le picro-carminate d'ammoniaque et l'hématoxyline donnent une coloration intense; avec la double coloration (picro-carminate et bleu de méthylène), on

obtient la teinte violette due à l'absorption simultanée des deux substances colorantes.

La forme la plus fréquente de ces fibres est celle d'un fuseau notablement renflé autour du noyau, mais s'élargissant de nouveau à ses deux extrémités. Mais jamais elles ne se terminent par un filet unique; toujours, au contraire, avant d'atteindre le voisinage de la surface, elles se divisent un assez grand nombre de fois et vont se perdre sous la forme de fins prolongements dans la couche conjonctive continue qui double la membrane basilaire. Parfois la forme des fibres est plus irrégulière, mais on ne peut pas dire qu'elle soit jamais étoilée.

Examinons maintenant la gaine conjonctive. Elle apparaît presque toujours sous forme d'une double ligne très fine qui borde de part et d'autre la fibre musculaire. Si la ramification de celle-ci se produit assez loin de la membrane basilaire, on voit la gaine se diviser à son tour et entourer d'une membrane spéciale chacune des grosses branches musculaires (fig. 48, *b* et *c*). Mais d'ordinaire elle les englobe toutes à la fois et produit une sorte de sac qui vient se souder à la lame conjonctive sous-basilaire. Les caractères histologiques de la gaine sont ceux de la lame elle-même : le bleu de méthylène la colore, mais très faiblement, et y fait apparaître un fin réseau protoplasmique. De gros noyaux clairs et granuleux, généralement sphériques, se trouvent dans les points les plus divers : il y en a sur le trajet de la fibre musculaire, quelquefois des deux côtés, et l'on voit alors avec la dernière évidence la gaîne conjonctive se renfler à leur niveau (fig. 48, *a*); mais on les trouve surtout dans le voisinage des deux extrémités, entre les branches de la fibre, ou dans son voisinage : on peut dans certains cas observer le corps de la cellule à laquelle appartient un de ces noyaux.

Quelquefois il arrive que les gaînes de deux fibres voisines sont unies par des trabécules.

Plus fréquemment, les gaînes sont accolées dans toute

leur longueur, mais encore distinctes. Enfin la fusion peut aller plus loin, et deux ou plusieurs fibres musculaires sont enclavées dans la même gaîne conjonctive (fig. 48, *b*); les noyaux musculaires sont alors soit au même niveau, soit en des points diamétralement opposés.

Remarquons enfin que, dans la région occupée par la masse compacte de cellules conjonctives qui occupe le milieu du feuillet vers sa base, se trouvent encore de nombreuses trabécules musculaires.

Il *existe donc à l'intérieur de chacune des lamelles branchiales des éléments contractiles dont le rôle est évidemment de rapprocher les deux faces de la lamelle et de diminuer ainsi l'espace occupé par le sang.* (Ces éléments se trouvent aussi en grande abondance dans les lamelles de la fausse branchie.) Les organes palléaux en feuillets sont donc susceptibles de véritables *mouvements respiratoires*; ils peuvent, sous l'influence du système nerveux, dilater ou resserrer l'espace occupé par le sang, et par suite appeler ce dernier ou le chasser dans le vaisseau efférent. Il est bien évident d'ailleurs que ces mouvements, qui n'ont qu'une faible amplitude, doivent être difficilement observables; peut-être n'ont-ils qu'une faible influence sur l'intensité avec laquelle s'exerce la fonction elle-même; il n'en est pas moins intéressant de constater leur existence (1).

§ 4. — Espaces sanguins.

Pour étudier la disposition des cavités où circule le sang dans les feuillets branchiaux, j'ai fait des injections aux diverses matières, surtout avec de la gélatine colorée au bleu de Prusse. En injectant tantôt par le vaisseau afférent, tantôt par le vaisseau efférent, on voit presque toujours

(1) Il serait intéressant de reprendre l'étude de ces trabécules dans la branchie des Acéphales. Dans le travail de Posner (1877) sont figurés des tractus qui semblent présenter avec les précédents une grande analogie; malheureusement les figures de Posner sont à ce point de vue très schématiques, et l'auteur ne se préoccupe pas de la structure des tractus en question.

que certaines lamelles sont gonflées par la masse à injection, et d'autres au contraire injectées très faiblement. On peut suivre ainsi exactement la marche du sang dans ces organes, surtout après s'être débarrassé de l'épithélium.

L'injection pénètre toujours dans un feuillet par l'un des bords si elle n'est pas poussée avec force : elle passe en effet d'un côté ou de l'autre de la masse spongieuse compacte qui occupe le milieu du feuillet. Poussée un peu plus fort, elle passe par la pointe et fait le tour d'un côté à l'autre. Puis on la voit pénétrer vers le milieu par des canaux sinueux que tout le monde a vus et que M. Wegmann a figurés dans l'Haliotide beaucoup trop étroits et trop réguliers. Or la masse à injection *contourne tout simplement les trabécules musculaires* qui relient les deux faces du feuillet, et remplit tout l'espace qui n'est pas occupé par elles. Dans la région où la membrane basilaire commence à s'épaissir, du côté efférent par conséquent, les trabécules sont volumineuses et disposées avec une grande régularité, surtout dans l'Haliotide, le Buccin, les Strombidés, etc.; ils forment donc dans le feuillet injecté autant d'îlots incolores. Enfin, si l'injection a gonflé le feuillet outre mesure, elle finit par pénétrer dans le tissu spongieux lui-même, et s'insinuer dans les espaces interstitiels que présentent les cellules conjonctives étoilées.

On voit que rien n'est plus facile que d'interpréter l'aspect de réseau vasculaire figuré et décrit plus ou moins complètement par beaucoup de zoologistes. *Mais des espaces vides entre deux lames conjonctives, et traversés par des trabécules musculaires, ne sauraient en aucun cas être considérés comme des vaisseaux ou des capillaires.*

J'ai cru indispensable de multiplier les injections sur un assez grand nombre de types : cette opération ne présente d'ailleurs aucune difficulté. En particulier, j'ai examiné l'Haliotide et la Fissurelle, et, dans ces animaux, j'ai retrouvé identiquement les résultats que je viens d'énoncer. Ce fait est important à constater à cause des descriptions erro-

nées qui ont été faites sur ces animaux. Je cite ici tout ce qui, dans le travail de M. Boutan, a trait à la structure des lamelles branchiales de la Fissurelle.

« La branchie est formée de lamelles triangulaires superposées comme les feuillets d'un livre et soutenues par une charpente cartilagineuse. Ces lamelles peu épaisses sont cependant revêtues par une couche épithéliale de cellules vibratiles qui en recouvrent les deux faces... Elles sont formées intérieurement d'un tissu spongieux rempli de petites lacunes que *leur taille infime doit faire assimiler à des capillaires.* » M. Boutan décrit ensuite pour chaque feuillet deux artères et deux veines « qui sont mises en communication les unes avec les autres par l'intermédiaire des capillaires contenus dans l'intérieur de chaque feuillet ».

On sait ce qu'il faut penser de ces prétendus canalicules et l'on trouvera que la conformation des espaces sanguins dans la branchie des Prosobranches est en réalité bien plus simple qu'on ne l'avait pensé jusqu'ici.

Il est intéressant de constater que Posner arrivait en 1877 à des conclusions identiques à propos des Acéphales. « Le tissu conjonctif et les espaces sanguins des branchies, dit Posner, abstraction faite des gros troncs vasculaires, sont dans un rapport tel que le fluide nourricier, aussi bien dans les lamelles que dans les septa, coule dans des replis lacunaires du tissu conjonctif : il n'existe pas de capillaires... Le canal des baguettes branchiales doit, malgré la présence autour de lui de trabécules de substance conjonctive, être considéré comme une plus haute différenciation des lacunes. »

§ 5. — Éléments nerveux.

Divers auteurs ont décrit l'innervation de la branchie, mais aucun jusqu'ici ne s'est préoccupé de savoir ce que deviennent les nerfs destinés à la branchie, une fois arrivés à cet organe.

Les nerfs des feuillets étant généralement très petits, sont fort difficiles à observer. Les gros troncs se voient cependant

très bien dans des coupes transversales, normales à l'axe du feuillet. Mais il serait presque impossible de chercher, sur des coupes seules, ce que deviennent les branches secondaires, et c'est là précisément le point le plus important. Pour résoudre ce problème j'ai fait des observations par transparence, en employant principalement le chlorure d'or.

En combinant cette méthode avec celle des coupes en deux couleurs, on étudie le réseau nerveux, qui est absolument constant dans tous les feuillets.

Du plexus qui existe auprès de la branchie du côté efférent part un *nerf principal* qui, dans tous les cas observés, fait le tour du feuillet (R *e*, fig. 42, 43, 44) en entrant par le bord efférent ; il se réfléchit à la pointe en traversant une petite masse de tissu spongieux et passe le long du bord afférent (R *a*, fig. 42, 43, 44) de la pointe du feuillet. Il garde sur tout son parcours le même diamètre et ne donne nulle part de branches dont l'importance soit comparable à la sienne propre. En cela il diffère essentiellement du nerf d'un feuillet de l'organe de Spengel, qui, comme on sait, donne de gros rameaux qui vont en se divisant à leur tour. Du côté afférent, le nerf principal (R *a*) est toujours situé absolument sur le bord ; il se trouve dans une sorte de bourrelet formé par une accumulation des fibres longitudinales ; au-dessus, la membrane basilaire présente presque toujours des crêtes et des replis assez saillants. En somme, il occupe le fond de la lacune afférente, dont les parois sont assez régulièrement renforcées dans cette région (fig. 44).

La place qu'occupe le nerf principal du côté efférent est au contraire variable suivant les genres, et ce n'est pas là une des moindres difficultés de l'étude. Dans la Cassidaire (fig. 43) on trouve le nerf, dont les dimensions transversales atteignent seulement 10 μ, assez loin du bord du feuillet : c'est là que la membrane basilaire commence à s'épaissir ; c'est là aussi que se trouve la limite entre l'épithélium plat presque exactement régulier et dépourvu de cellules mucipares qui couvre la région épaissie, et l'épi-

thélium irrégulier, mamelonné, en partie glandulaire, qui occupe le reste du feuillet. Le nerf n'est pas à proprement parler plongé dans le sinus efférent; il est entouré par cette sorte de tissu spongieux qui limite ce sinus du côté interne. Autour de lui se trouvent en abondance les fibres musculaires transversales déjà décrites; enfin une gaine conjonctive l'isole du tissu environnant, et dans cette gaine on observe facilement les cellules allongées et brillantes du névrilème ordinaire. D'assez nombreux noyaux nerveux s'y rencontrent à intervalles inégaux; ils ne diffèrent pas de ceux qu'on trouve dans les nerfs volumineux du reste de l'organisme.

A une certaine distance de son entrée dans le feuillet, on voit le nerf se diviser en deux troncs exactement superposés l'un à l'autre et accolés chacun à la membrane basilaire de la face correspondante. En suivant les branches issues de ce nerf, on aperçoit sur chaque face un riche *réseau de fibres nerveuses mêlées de cellules* qui s'étend sur toute la bande située entre le nerf et le bord efférent en dehors de la membrane basilaire; il est situé *entre les cellules épithéliales* (fig. 47, *a*, *b*, *c*). Celles-ci sont d'ailleurs parfaitement régulières dans cette région : leurs plateaux, longuement ciliés, sont contigus et ne laissent pas d'intervalles : les fibres nerveuses circulent dans l'intervalle de leurs bases, comme il est facile de s'en convaincre en déplaçant le point.

Parmi tous ces filets, il en est un plus important, qui règne sans solution de continuité d'un bout à l'autre du feuillet, à une faible distance du bord efférent (fig. 43, 47, *a*); il suit une ligne brisée, dont chaque angle est marqué par le départ d'un filet secondaire; chaque section cependant est très exactement rectiligne. La même remarque s'applique aux filets secondaires eux-mêmes. Dans le filet en question et dans ses branches principales, j'ai pu observer le névrilème, mais je ne puis dire jusqu'où il se continue.

Les formes des mailles du réseau échappent à toute des-

cription. Les figures 47 *a* et 47 *b* montrent les variations de grandeur des filets qui les composent.

Remarquons seulement des filets volumineux partant du *nerf inter-épithélial principal* et se dirigeant à angle droit vers le bord du feuillet. Ces filets importants aboutissent, comme nous le verrons tout à l'heure, à des cellules sensitives.

Presque toujours, au point de soudure des deux branches nerveuses, existe un élargissement notable et plus ou moins irrégulier où la substance nerveuse garde sa structure fibrillaire ; ce sont en général de véritables *cellules nerveuses*. Rien n'est variable comme la figure de ces cellules et comme le nombre de leurs prolongements. Quelques-unes sont simplement tripolaires ; la plupart ont un plus grand nombre de prolongements. J'ai représenté figure 47 *c*, *cg*, les plus volumineuses de celles que j'ai observées. La nature nerveuse de toutes ces cellules ne peut faire l'ombre d'un doute. Presque toujours leurs prolongements font directement suite aux nerfs et gardent jusque près du noyau la structure fibrillaire ; le noyau lui-même est presque toujours excentrique, le protoplasma toujours nettement fibrillaire est absolument identique à celui des régions élargies, mais non pourvus de noyaux qu'on observe fréquemment aux points de croisement des fibres. Le *chlorure d'or colore très fortement le protoplasma*, et le noyau incolore se détache nettement sur le fond noir ou violet foncé de la cellule.

Est-il utile de faire remarquer à quel point ces cellules aplaties, fortement fibrillaires, avec leurs prolongements larges et tous incontestablement équivalents, de nature nerveuse, non directement ramifiés, diffèrent des cellules ganglionnaires? Dans celles-ci, nous avons toujours vu les prolongements se résoudre en une multitude de branches d'une grande finesse, de manière à former une véritable arborescence ; ces fibrilles aboutissent à un réseau formé simplement par les fibrilles élémentaires anastomosées (substance ponctuée de Leydig). Ici, les filets les plus fins gardent encore une certaine épaisseur : dans l'hypothèse de l'existence des tubes

nerveux, nous dirions qu'ils sont constitués par des paquets de tubes accolés. Il y a cependant des cellules bien plus petites que les autres, comme dans les ganglions eux-mêmes ; mais rien, dans un ganglion, ne rappelle un réseau ainsi constitué.

Il nous reste à examiner de quelle manière le réseau nerveux inter-épithélial est mis en relation avec le nerf principal du feuillet. De ce dernier partent, à intervalles assez réguliers, des nerfs secondaires qui se portent à angle droit vers le bord du feuillet. Le nerf se renfle généralement à son origine et présente un noyau ovale (ou quelquefois plusieurs).

Les filets ne tardent pas à se diviser et se portent sur chacune des faces ; parfois même ils naissent du nerf principal par paires et arrivent rapidement au voisinage de la membrane basilaire. Ils se subdivisent à leur tour, soit dans un plan parallèle à la membrane basilaire (et alors les branches des deux filets voisins se réunissent pour continuer ensemble leur trajet), soit de telle sorte que les ramifications percent la membrane basilaire et entrent en relation avec le réseau nerveux inter-épithélial.

Il résulte de tout cela que, tout près du nerf principal, on peut, en faisant varier le point, observer sur une même verticale, des filets nerveux situés à trois et même quatre niveaux : le réseau inter-épithélial se prolonge en effet par-dessus le nerf principal, et on en trouve encore des traces dans la région mamelonnée du feuillet qui se trouve au delà de celui-ci. Quant au point précis où chaque filet passe de l'intérieur à l'extérieur de la membrane basilaire, il n'est pas possible de le déterminer ; il la traverse en effet tout à fait obliquement.

Le nerf principal émet aussi des branches du côté afférent, c'est-à-dire dans la région la plus étendue du feuillet. Ces branches sont généralement obliques, assez volumineuses, irrégulièrement insérées et divisées. Je n'ai pas pu les suivre très loin, à cause de l'irrégularité de la surface, qui rend difficile l'observation par transparence. Selon toute proba-

bilité, elles sont destinées à l'innervation des *muscles*, et il en est de même pour quelques-uns des filets situés de l'autre côté, qui se tiennent constamment en dedans de la membrane basilaire.

§ 6. — Épithélium.

Le tissu épithélial qui revêt la surface d'un feuillet branchial nous offre les trois sortes d'éléments que nous avons déjà rencontrés dans l'organe de Spengel : les cellules ciliées indifférentes, les cellules mucipares et les cellules sensorielles. Ici c'est la première variété qui est de beaucoup la plus abondante.

Dans tous les Prosobranches, en examinant de face ou en coupe un feuillet fixé et coloré, on voit immédiatement deux régions tout à fait distinctes au point de vue de l'épithélium qui les recouvre. Dans la première (à droite, fig. 44), qui correspond à l'épaississement de la membrane de soutien ou encore au sinus efférent, la surface de l'épithélium est absolument plane. Les faces latérales constituent un carrelage assez irrégulier à la vérité, mais où tous les éléments conservent la même grandeur ; les noyaux, très volumineux, occupent presque tout le champ de chaque cellule. Si l'on opère avec un liquide dissociant, on obtient facilement des cellules isolées, relativement courtes, au plus deux fois plus hautes que larges, presque cubiques dans quelques cas (Paludine). Un examen attentif permettra toujours d'y reconnaître deux ou trois prolongements d'attache à la partie basilaire. Le protoplasma est dense et finement granuleux, surtout près des plateaux. En coupe, les noyaux se montrent presque à la même hauteur.

La seconde région comprend (à gauche, fig. 44) tout le reste du feuillet : c'est elle qu'intéressent les plissements si prononcés qui existent dans quelques genres (Littorine, Haliotide, etc.). La surface de l'épithélium y est toujours beaucoup plus inégale et les cellules ne s'élèvent pas toutes à la même hauteur. En coupe, elles apparaissent bien plus

grêles, plus irrégulières; elles sont parfois longuement pédonculées, fortement granuleuses près du plateau; le noyau est allongé, parfois même conique (Littorine, fig. 45). Les cellules ne se touchent manifestement pas à leur base; les noyaux sont à toutes les hauteurs.

Je n'insisterais pas sur ces différences si elles n'étaient pas liées à des faits plus importants. On sait déjà que *c'est exclusivement dans la région efférente qu'est développé le réseau neuro-épithélial. Nous pouvons maintenant ajouter que c'est au contraire presque exclusivement dans l'autre région que se trouvent les cellules glandulaires. Elles sont extrêmement nombreuses au-dessus du nerf principal, à la ligne de séparation des deux régions; le long du bord afférent, au-dessus du nerf marginal, elles sont abondantes au point de dominer sur les autres cellules.* Il y en a un nombre bien moins considérable le long du bord efférent.

Cette disposition des cellules glandulaires est fort remarquable, surtout si on la compare à ce qu'elle est dans les autres genres. Disons tout de suite, pour ne pas revenir sur ce sujet, que, dans la plupart des genres, le nerf principal n'est pas, comme dans la Cassidaire, assez éloigné du bord efférent; il est absolument marginal comme son congénère du côté opposé (c'est notamment le cas de l'Haliotide, qui est représenté dans la figure 42). Dans les feuillets ainsi innervés, la séparation des deux régions se fait par une bande de fibres longitudinales. *Mais alors la longue traînée de cellules glandulaires ne marque plus cette ligne de séparation; elle se trouve reportée au bord efférent; elle suit donc le nerf dans son déplacement.*

Il y a donc manifestement une relation entre les éléments glandulaires et les faisceaux nerveux de l'un ou l'autre bord; il semble au contraire ne pas y en avoir entre ces mêmes éléments et le réseau nerveux inter-épithélial. Ces résultats m'ont amené tout naturellement à rechercher *dans les éléments sécréteurs*, ici bien volumineux et bien isolés, les *terminaisons nerveuses* que bien peu d'auteurs jusqu'à ce jour

ont pu mettre en évidence ; je crois les avoir aperçues par la méthode du chlorure d'or, des fines arborisations. Mais, sur un sujet aussi délicat, les résultats obtenus sont trop incertains pour que je puisse y insister avant de nouvelles vérifications.

Mais si les terminaisons nerveuses sécrétrices restent encore problématiques, les terminaisons sensorielles ont pu être étudiées avec certitude. *Les cellules de Flemming* apparaissent par les procédés ordinaires, avec leurs caractères habituels un peu variables. Elles se voient presque exclusivement sur le tranchant du feuillet, au bord afférent comme au bord efférent, mais surtout près de ce dernier. Or on se souvient que là précisément nous avons vu se diriger de nombreux filets nerveux détachés du réseau inter-épithélial. La connexion des éléments avec le réseau, presque évidente *a priori*, est vérifiée en effet : sur des préparations au chlorure d'or un peu dissociées, on voit les prolongements des cellules de Flemming, reconnaissables à leur coloration due précisément à la réduction de l'or, s'insérer sur les filets dont je viens de parler.

Le feuillet branchial est le seul organe où j'ai pu observer avec certitude des *soies terminales* adaptées à la tête de ces cellules. Si nous examinons dans l'eau de mer un feuillet bien vivant, nous verrons, sur chacun des deux bords, parmi les cils en mouvement, de grandes soies au moins quatre fois plus longues que les cils, incomparablement plus fortes et absolument isolées. Ces soies paraissent animées d'un vif mouvement conique ; en arrêtant graduellement l'action des cils au moyen d'un acide, on peut voir facilement que leur déplacement est dû simplement à la poussée produite par ces derniers. Ces soies sont en somme peu nombreuses et assez espacées : on peut en voir une vingtaine sur toute l'étendue du bord efférent ; elles sont moins nombreuses encore du côté opposé.

En prenant toutes les précautions que Flemming recommande au commencement de son premier mémoire, on

n'arrive pas à décomposer les fortes soies en question en filaments plus ténus; nous admettrons donc que chaque cellule neuro-épithéliale de la branchie se termine par *un filament unique, rigide et consistant, bien plus long que les cils vibratiles ordinaires* (fig. 43 *a*).

§ 8. — Comparaison du feuillet branchial avec le feuillet de l'organe de Spengel.

Les mêmes éléments se rencontrent dans les deux sortes de feuillets, à l'exception des cellules pigmentées qui manquent dans les feuillets branchiaux. La seule différence consiste dans les proportions suivant lesquelles se développent les diverses variétés d'un même tissu.

1° Le tissu musculaire diffère dans les deux cas seulement en ce que dans la branchie les trabécules transversales sont plus nombreuses, plus volumineuses et plus régulièrement alignées.

2° Au point de vue de l'innervation, l'organe de Spengel est infiniment plus riche; le nerf envoie de grosses branches formant une véritable arborescence; dans la branchie existe un filet peu volumineux qui fait le tour du feuillet et, d'un côté seulement, émet des filets constituant un réseau inter-épithélial très différent de ceux qu'on observe dans les divers organes de Spengel.

3° L'épithélium de l'organe de Spengel est plus riche en cellules sensorielles réparties sur des zones étendues; dans la branchie ces éléments sont peu nombreux et localisés au bord efférent. Les cellules ciliées régulières couvrent à elles seules une grande partie du feuillet branchial; elles sont plus irrégulières et mêlées d'éléments glandulaires dans les régions moyenne et efférente.

4° Au point de vue des espaces sanguins, la différence essentielle consiste en ce que dans l'organe de Spengel existent des sinus disposés en cul-de-sac, tandis que dans la branchie, le sang peut circuler partout dans les intervalles des trabécules transversales : en d'autres termes, imaginons

que dans le feuillet branchial, des aires déterminées soient spécialement réservées aux éléments nerveux et d'autres aux espèces sanguines, et nous aurons le feuillet de l'organe de Spengel au maximum de différenciation.

CHAPITRE II

COMPARAISON DES BRANCHIES DES DIVERS PROSOBRANCHES.

Nous avons rencontré, en étudiant l'organe de Spengel, d'importantes différences de structure chez les divers types même dans des organes semblables en apparence. L'étude des feuillets branchiaux ne nous donnera pas les mêmes résultats ; la structure en est très peu variable, et les différences sont surtout réalisées dans la disposition du système nerveux.

§ 1. — Diotocardes.

L'*Haliotis tuberculata*, le *Trochus magus*, le *Monodonta monodon*, la *Fissurella costaria*, la *Naricella Janelli*, que j'ai choisis pour représenter les quatre grandes familles des Diotocardes, ne présentent pas de variations importantes : la différenciation y semble portée presque exactement au même point : elle atteint du reste un degré remarquable (fig. 42).

Des replis transversaux intéressent toute l'épaisseur du feuillet et lui donnent un aspect godronné ; les replis ne s'étendent pas d'un bord à l'autre, ils se tiennent seulement dans la région moyenne, de sorte que de chaque côté une étendue un peu plus grande que celle du vaisseau afférent et du vaisseau efférent reste plane, et la surface du feuillet est divisée en trois portions. La figure indique suffisamment la disposition des trabécules transversales pour qu'il soit inutile d'insister sur ce sujet. Nous trouvons un faisceau musculaire longitudinal assez diffus, à sa place ordinaire. Dans la Fissurelle, ce faisceau se décompose rapidement en fibres s'écartant de différents côtés.

Il existe un nerf marginal important qui fait tout le tour du feuillet, en se tenant constamment contre le bord, à l'extrême limite du contour apparent. Ce nerf est volumineux chez l'Haliotide, bien plus réduit et plus difficile à trouver, mais présent cependant dans les autres types. Examinons d'abord le côté afférent. Comme d'ordinaire, la membrane de soutien est épaissie irrégulièrement de manière à former un bourrelet arrondi muni de crêtes transversales, de très nombreuses fibres musculaires, normales à ce bord, se réfléchissant d'une face sur l'autre; on trouve aussi des fibres qui sont la continuation de celles qui forment les trabécules transversales.

Ces diverses fibres sont beaucoup plus espacées au bord efférent, ce qui se comprend facilement, puisque l'épaississement de la membrane de soutien a précisément pour effet d'empêcher une contraction excessive du vaisseau.

Enfin, de distance en distance, on voit des filets nerveux issus du nerf marginal et se portant respectivement vers chacune des faces en se rapprochant en même temps de la pointe du feuillet. Ces filets, aussi loin qu'on peut les suivre, restent *à l'intérieur* de la membrane de soutien. J'ai multiplié les préparations au chlorure d'or sur les types principaux, pour tâcher de découvrir un réseau nerveux inter-épithélial : je n'ai pu y parvenir. Comme dans les mêmes réactifs et par les mêmes procédés j'obtenais simultanément de belles préparations de ce réseau dans la Cassidaire, je suis amené à conclure que, selon toute probabilité, ce réseau n'existe pas chez les Diotocardes, ou tout au moins que les filets qui le constituent sont infiniment moins développés.

Les cellules neuro-épithéliales s'observent cependant sans difficulté le long du bord afférent. Examinons ce bord sur la coupe transversale d'un feuillet bien fixé. Nous y verrons la membrane de soutien s'amincir notablement sur la tranche entre les épaississements principaux des deux faces, et l'on peut apercevoir de petites cavités par où passent de minces filets provenant du nerf principal et allant à l'épithélium.

L'aspect est analogue à celui qui est représenté dans la figure 44 (*Re*). Du côté efférent, les cellules neuro-épithéliales ne peuvent être distinguées avec certitude, parce que les éléments épithéliaux sont déformés par le gonflement des cellules mucipares.

De ce qui précède nous pouvons tirer deux conclusions :

1° La différence essentielle qui existe entre un feuillet branchial de Diotocarde et celui d'un Ténioglosse Siphonostome consiste en ce que, chez les premiers, le nerf principal est situé tout à fait au tranchant du feuillet et envoie facilement des filets à l'épithélium adjacent, au lieu d'y pénétrer tangentiellement et d'y constituer un réseau compliqué.

2° Il existe une analogie profonde entre les bords afférent et efférent d'un feuillet branchial de Diotocardes d'une part, et les côtés de même nom du support branchial de ces mêmes animaux. Si l'on se rappelle la description que nous avons donnée de l'organe de Spengel des Trochidés, et si l'on compare la figure 19 qui représente cet organe avec la position gauche de la figure 44 qui a trait au feuillet branchial d'un Trochus, on trouve qu'il y a presque identité.

Il existe cependant une différence : le nerf olfactif des Trochidés est déjà purement sensoriel ; il n'envoie de filet qu'à l'épithélium, tandis que le nerf principal d'un feuillet émet des nerfs secondaires assez importants vers l'intérieur du feuillet, et ces nerfs sont évidemment moteurs. Mais la différence s'efface si, au lieu de considérer un animal où la séparation du nerf branchial et du nerf olfactif est établie, nous nous référons aux types où ces deux faisceaux sont confondus, c'est-à-dire aux Fissurellidés et aux Néritidés (fig. 21, NE).

Le même contraste que nous avons trouvé entre les deux bords du support branchial se manifeste encore si l'on considère les deux bords d'un feuillet : le bord efférent est sensoriel ; le bord afférent est plus spécialement glandulaire (fig. 44, R *a*).

Donc nous pouvons énoncer ce fait inconnu jusqu'à ce jour et qui peut présenter quelque intérêt : *il existe sur le tranchant des feuillets branchiaux de tous les Diotocardes une région sensorielle, encore peu différenciée, mais identique à celle qui existe sur le support branchial, et qui, chez les types plus élevés en organisation, devient l'organe de Spengel.*

Nous devons maintenant nous demander si cet organe nouveau suit une évolution parallèle à celle de l'organe de Spengel proprement dit, et va en se différenciant à mesure qu'on remonte dans le rein des Prosobranches. Nous allons voir qu'il n'en est rien et que la disposition décrite chez la Cassidaire peut être regardée comme correspondant au point maximum auquel arrive la différenciation de la branchie en tant qu'organe sensoriel.

§ 2. — **Paludine.**

On sait que les feuillets branchiaux de la Paludine ont la forme de lanières longues et pointues infléchies légèrement du côté afférent, de manière à déborder sur la glande à mucus. Elles diffèrent de celles que nous avons étudiées par le développement considérable du massif spongieux formé de cellules étoilées, qui occupe toute la partie moyenne et sépare les régions afférente et efférente dans toute la longueur du feuillet. Ordinairement au contraire ce massif s'étend très peu en avant et laisse en avant une large région, parsemée de trabécules, où se fait librement la circulation du sang (fig. 43, X). J'insiste sur cette disposition chez la Paludine parce qu'elle a été vue par Leydig dès 1850 et qu'elle n'est pas générale.

Si l'on examine une préparation de feuillet branchial rendue transparente par l'ablation de l'épithélium, on est immédiatement frappé par le nombre et la régularité des fibres comprises dans l'épaisseur de chacune des lames de soutien et dirigées perpendiculairement aux côtés du feuillet. Ces fibres sont trop courtes pour s'étendre exactement d'un bord à l'autre : elles se terminent à des distances variables.

Toutes sont divisées à leurs extrémités en petites lanières terminées en définitive par de grêles filets.

Il est difficile dans le cas présent de décider si elles sont de nature musculaire ou conjonctive.

Il n'existe qu'un nerf situé du côté *afférent*. Le long de l'épaississement de soutien, on ne peut découvrir aucun élément nerveux, même en dédoublant un feuillet, ou en le regardant par la tranche avec certaines précautions, et en multipliant même les préparations au chlorure d'or.

Ainsi nous ne trouvons pas trace, chez la Paludine, de ce petit organe sensoriel rudimentaire qui avait attiré notre attention chez les Diotocardes.

§ 3. — Autres Ténioglosses.

Inversement, dans la *Littorine*, c'est le nerf marginal du côté afférent qui fait défaut; le nerf du bord efférent est très distinct, et situé absolument comme chez les Diotocardes, c'est-à-dire au fond de la gouttière formée par les épaississements de soutien, et absolument marginal. Les éléments sont si petits dans cet animal que je n'ai pu poursuivre bien loin l'analyse de l'épithélium. On trouvera dans la figure 45 une reproduction de l'aspect d'un des replis transversaux qui avaient tant frappé Williams.

Le *Chenopus* et les *Strombus* présentent une telle réduction du système nerveux branchial, qu'il m'a été impossible de déterminer la place des filets principaux, même en opérant au chlorure d'or sur des animaux frais. Le sinus afférent est limité par un faisceau de fibres conjonctives qui présentent un grand intérêt et que nous décrirons plus loin (V[e] partie, chap. II, et fig. 75).

Comme compensation, les gros Strombus présentent des facilités particulières pour l'étude de trabécules transversales qui s'y rencontrent avec des dimensions inaccoutumées dans la région afférente. Après avoir séparé un feuillet en deux lamelles, et brisé ainsi les trabécules en question, on voit distinctement leur membrane conjonctive semée de

quelques noyaux, qui enveloppe plusieurs fibres musculaires se prolongeant fort loin de tous côtés dans l'épaisseur de l'une ou l'autre des deux lames. Ainsi se forment des figures étoilées dont la régularité et la grandeur donnent une grande élégance aux préparations faites sans dilacération sur l'ensemble du feuillet. Dans la région moyenne et afférente, les mêmes faits se manifestent, mais les trabécules sont bien plus petits et plus rapprochés ; ils sont cependant parfaitement alignés en séries transversales, et leur aspect rappelle d'une manière frappante celui des spicules des Hexactinellidés.

Nous pourrions répéter pour la *Natice* ce qui a été dit à propos des Chénopus : le système nerveux est très réduit, et probablement diffus. Au contraire, l'appareil musculaire est fortement développé. Outre le faisceau qui borde le sinus efférent et qui est ici très volumineux, il existe un autre faisceau important au bord opposé du feuillet ; de chacun de ces deux faisceaux s'échappent des fibres volumineuses qui décrivent une courbe convexe du côté de la pointe du feuillet et qui marchent au-devant les unes des autres. Vers la pointe, les fibres de chacun des deux systèmes s'entrecroisent et figurent un réseau irrégulier. J'ai trouvé de nombreux cas de fibres bifurquées, et dans quelques-unes, le noyau était au point de bifurcation ; mais le fait paraît être assez exceptionnel.

La branchie des divers Proboscidifères Siphonostomes diffère peu de celle de la Cassidaire : j'ai étudié la *Ranella gigantea*, le *Cassis saburon* et le *Dolium galea*. Les feuillets sont très volumineux dans le gros exemplaire de *Dolium* que j'ai examiné ; ils sont fortement convexes du côté efférent, et se terminent par une pointe assez effilée. Le nerf principal se trouve, comme dans la Cassidaire, assez loin du bord efférent et sur la ligne de séparation des deux régions épithéliales. Comme j'avais affaire à un animal conservé dans l'alcool, je n'ai pu, malgré l'excellente conservation des tissus, obtenir de bons résultats par la méthode du chlo-

rure d'or : je ne puis donc dire s'il existe un réseau nerveux inter-épithélial ; mais toutes les méthodes m'ont fait voir le nerf principal, divisé en deux faisceaux superposés, surmonté très exactement par une large rangée d'épithélium fortement glandulaire. Le nerf marginal du bord afférent est très volumineux et occupe le centre d'un bourrelet longitudinal assez saillant sur lequel abondent les cellules glandulaires.

Dans la Ranelle j'ai découvert par le chlorure d'or un réseau inter-épithélial absolument semblable à celui de la Cassidaire, et les feuillets des deux types peuvent d'ailleurs difficilement être distingués.

Le *Vermet* (*V. gigas*), quoique appartenant à une série bien différente, reproduit aussi presque schématiquement la disposition précédente. Les feuillets sont très étroits, ce qui permet d'avoir en coupe dans un très petit espace les diverses régions. La cavité sanguine est large, et les trabécules fort longues, de sorte qu'on peut les étudier avec facilité. On voit nettement le nerf principal, ou plutôt les deux nerfs principaux adhérant chacun à l'une des faces, au point où l'épithélium change de nature, et le nerf marginal unique, au fond du sinus afférent.

§ 4. — Rachiglosses.

Chez les *Rachiglosses* la structure du feuillet branchial présente une constance qui nous permettra de résumer par une seule description ce qui concerne tous les genres étudiés : Buccin, Murex (*M. trunculus*), Volute (*V. scapha*), Harpe (*H. ventricosa*), Pourpre (*P. lapillus*). Partout les fibres musculaires du faisceau principal sont assez lâches pour qu'il soit possible de pouvoir déterminer avec sûreté s'il existe dans la même région un faisceau nerveux un peu important. Or il n'en est pas ainsi, le nerf principal ne se voit pas par transparence, et des coupes transversales, faites dans la Pourpre et le Buccin, me permettent d'affirmer qu'il n'existe pas. Au contraire, le nerf marginal est volumi-

neux et bien développé. Ordinairement il s'arrête à la pointe du feuillet branchial; dans la Volute il se réfléchit jusqu'à une petite distance le long du bord efférent. Les cellules mucipares ne se montrent pas en plus grande abondance au bord interne du sinus que partout ailleurs. Enfin, en coupe, je n'ai pas pu voir des cellules neuro-épithéliales le long du bord efférent.

§ 5. — Résumé.

Si l'on compare entre eux les feuillets branchiaux des divers Prosobranches, on ne trouve que des différences d'ordre secondaire, consistant : 1° dans la présence ou l'absence de replis transversaux; 2° dans le développement ou la réduction du filet nerveux qui suit les deux bords du feuillet en se réfléchissant à la pointe, et dans l'existence d'un réseau nerveux inter-épithélial différencié chez quelques types seulement. Ces variations ne sont pas nettement en rapport avec la classification naturelle des divers groupes; les feuillets les plus différenciés sont ceux des Ténioglosses Siphonostomes. Dans le cas où le nerf suit exactement le bord efférent, il y a identité entre ce bord et un organe de Spengel de Diotocarde inférieur : j'attache à ce fait une certaine importance. Le bord afférent est toujours riche en éléments glandulaires.

L'appareil musculaire présente une constance remarquable, il comprend toujours un faisceau longitudinal plus ou moins compact à une petite distance du bord efférent, des fibres planes normales aux deux bords, des fibres marginales passant d'un bord à l'autre (plus ou moins abondantes suivant les types) et des fibres transverses ramifiées rattachant les deux lames du feuillet. Jamais il n'existe de capillaires.

CHAPITRE III

PATELLIDÉS ET OPISTHOBRANCHES.

Maintenant que nous savons d'une manière suffisante en quoi consistent les feuillets d'une branchie de Prosobranche, nous devons nous demander si la même structure se retrouve dans certains organes adaptés à la même fonction, mais non construits sur le même plan au point de vue morphologique. La plupart des Patellidés sont, comme on sait, pourvus de lamelles fixées à la face inférieure d'un repli circulaire du manteau qui déborde tout autour du corps de l'animal; ce cercle de feuillets juxtaposés est interrompu seulement en un point situé en avant et à gauche. On admet généralement et à juste titre que l'ensemble de ces feuillets ne correspond pas morphologiquement à une branchie ordinaire, soit de Monotocarde, soit de Diotocarde. Mais il est presque évident *a priori* que ces organes servent à la respiration : ils pourraient cependant remplir de plus, à un degré quelconque, une fonction sensorielle.

La branchie des Opisthobranches au contraire est morphologiquement l'homologue d'une branchie de Prosobranche, mais elle offre toujours un aspect bien différent; nous allons voir que cependant elle est presque identique au point de vue histologique.

§ 1. — **Lamelles branchiales de la Patelle.**

Williams a étudié avec soin l'appareil respiratoire chez la Patelle. Sa description, longue et détaillée, laisse voir la préoccupation de trouver dans ces animaux des termes de transition entre les Acéphales et les Gastéropodes, au moins au point de vue des organes qui nous occupent (8, p. 414). En examinant une lamelle par transparence, il y voit « deux couches distinctes et séparées unies seulement à leur bord, en concordance exacte avec le type des branchies simples

des Lamellibranches ». Le bord entier est occupé par les canaux sanguins afférent et efférent; mais qu'y a-t-il entre les deux?.... Le feuillet n'est pas fenêtré, mais continu ; des tubercules, se croisant mutuellement de manière à favoriser mutuellement le soutien de la manière la plus effective, s'étendent entre les deux, et les points où ces fibres s'attachent aux vaisseaux sont renflés en nodules qui rappellent ceux qu'on voit dans les filets branchiaux de la Moule. L'espace laissé libre est incontestablement rempli d'un fluide; mais quelle est la nature de ce fluide, il est impossible actuellement de le déterminer. En somme, « si tout autre caractère dans l'organisme de la Patelle manifeste le même degré de similitude pour le système correspondant des Lamellibranches, le naturaliste ne doit pas hésiter à définir la Patelle à la fois comme l'Acéphale le plus élevé et le Céphalé le plus inférieur ».

L'ensemble de l'organisation de la Patelle, mieux connue, n'a pas permis de rattacher ce Mollusque aux Acéphales. Il n'en est pas moins curieux de voir dès 1855 affirmer l'identité de structure des organes respiratoires chez les deux classes en question. D'autre part, on ne peut manquer d'être frappé de l'embarras où se trouvait l'habile naturaliste de Swansea pour expliquer cette structure qu'il avait entrevue.

Depuis le mémoire de Williams, nous n'avons à enregistrer qu'un travail relatif aux organes branchiaux de la Patelle, c'est celui de M. Wegmann (*65*), qui décrit formellement un réseau capillaire dans les lamelles branchiales. « Dans chaque feuillet, un vaisseau parcourt le bord interne du feuillet et s'épuise vers le sommet en émettant un grand nombre de vaisseaux de troisième ordre, qui s'en séparent parallèlement en formant un angle droit avec le tronc d'où ils tirent leur origine. Ces vaisseaux nourrissent un réseau de capillaires; en les traversant, le sang redevient artériel et sort du feuillet branchial par des canaux qui sont en tout symétriques aux conduits afférents. La veinule branchiale descend ou plutôt

remonte, puisque les feuillets sont suspendus, le long du bord externe de la lamelle, puis se jette dans la veine branchiale commune, qui fait tout le tour de l'animal et se jette dans le cœur. »

La figure donnée par M. Wegmann n'est pas moins claire que le texte et montre un réseau capillaire d'une richesse et d'une finesse extrême.

Ce que nous avons vu plus haut à propos des branchies en général doit nous mettre en garde contre cette interprétation. Nous allons voir qu'elle est inexacte.

1° *Circulation.* — En examinant au microscope des lamelles branchiales injectées par un procédé quelconque, les unes à fond, les autres incomplètement, on peut se convaincre sans peine de plusieurs faits importants. Tout d'abord le vaisseau marginal est beaucoup plus large que ne le figure M. Wegmann ; il est continu sur tout le pourtour de la lamelle, et l'on ne peut pas dire qu'il y ait là deux vaisseaux se résolvant en capillaires dans le voisinage de la pointe. En second lieu, l'injection, au lieu d'emplir des canalicules extrêmement étroits, comme le croit M. Wegmann, occupe au contraire la presque totalité de l'espace compris entre les deux faces, et ce sont les trabécules pleines et non les espaces sanguins qui sont tout à fait réduits. Cela se voit avec la plus grande facilité sur des feuillets branchiaux à demi injectés. Si maintenant nous cherchons, par une méthode déjà connue, à analyser les éléments en étudiant dans la glycérine une lamelle débarrassée de son épithélium et colorée au bleu de méthylène, nous obtiendrons un aspect qui rappelle d'une manière frappante celui que nous présentaient les lamelles branchiales des autres Prosobranches : le canal marginal est bordé antérieurement par une série de gros amas cellulaires à plusieurs noyaux (ce sont les nodules de Williams). Les autres amas nucléaires sont bien moins volumineux, et rangés avec une certaine régularité. Ils correspondent aux trabécules qu'avait vues l'anatomiste anglais; mais, comme nous devons nous y

attendre, ces trabécules ne présentent pas le moindre enchevêtrement ; ce sont de minces filets réunissant les deux faces. En somme, le canal sanguin marginal communique librement avec l'espace interlaminaire et la folliole branchiale est absolument remplie par le liquide sanguin.

Sur des coupes transversales en deux couleurs nous pouvons vérifier que les trabécules en question, grêles ou volumineuses, sont constituées par de minces fibres musculaires à noyau évident (fig. 65, *tt*), isolées dans les trabécules minces, associées dans celles, plus épaisses, de la périphérie, et entourées d'une fine enveloppe conjonctive à noyaux situés à diverses hauteurs. Les fibres musculaires sont ramifiées et les fibrilles par lesquelles elles se terminent rayonnent autour des nodules. Quant aux fibres musculaires situées à plat dans l'épaisseur des deux lames, elles sont très nombreuses et ne paraissent pas présenter un arrangement spécial.

La conclusion de tout ce qui précède est évidente : *il n'existe, au point de vue du tissu conjonctif et de la circulation du sang, aucune différence essentielle entre un feuillet branchial de Patelle et un feuillet branchial de Pectinibranche ou d'Aspidobranche.*

2° *Tissus nerveux et épithélial.* — Voyons maintenant s'il en est de même pour ce qui concerne l'innervation du feuillet. Ici, je dois le dire, le résultat de mes observations est purement négatif. Aucune des méthodes par lesquelles j'ai mis en évidence des filets nerveux très grêles dans des cas variés, ne m'a permis de reconnaître ce tissu dans les branchies de la Patelle. La première idée qui se présente consiste à chercher un nerf marginal ou submarginal comme il en existe d'une manière presque constante dans les branchies proprement dites. Effectivement on voit sur une lamelle colorée le bord se présenter avec une teinte plus foncée, qu'on pourrait au premier abord attribuer à l'existence d'un nerf situé dans l'épaisseur des tissus. Un examen plus attentif, et surtout l'étude de coupes transversales, montre que ce

n'est là qu'une apparence due à ce que la membrane de soutien est vue en ces points sous une plus grande épaisseur. Il n'y a, en réalité, pas même d'épaississement du tissu conjonctif, comme on peut le voir sur la figure 65.

Je ne prétends pas conclure de là qu'il n'existe pas trace d'éléments nerveux dans ces organes : le contraire est même bien évident, puisque les lamelles se contractent à la volonté de l'animal. Mais il n'y a à coup sûr pas de nerf présentant une importance notable, et le chlorure d'or même ne m'a pas permis de découvrir les éléments diffus.

Je n'ai pas réussi davantage à trouver de cellules de Flemming, quel que soit le soin avec lequel je les ai cherchées. En revanche, j'ai pu faire sur l'épithélium indifférent une observation qui mérite d'être signalée, car nous pouvons la répéter encore dans quelques autres cas (fig. 65, *cc*). Il est facile de voir sur les coupes de grosses touffes de cils vibratiles adhérents à des cellules plus volumineuses que leurs voisines, celles-ci paraissant, au contraire, complètement dépourvues de cils. Les cellules ciliées étaient d'ailleurs, à part leur plus grande largeur, semblables aux autres, c'est-à-dire peu élevées, régulièrement prismatiques, munies d'un plateau très net et d'un gros noyau rond médian.

On peut vérifier, sur des animaux vivants, en examinant en particulier le bord du feuillet, qu'un petit nombre de cellules sont ciliées, et que celles-ci sont isolées les unes des autres par des cellules dépourvues de cils. Quelle est exactement la nature de ces éléments? Je ne crois pas pouvoir les considérer comme des terminaisons nerveuses; puisque le système nerveux est tout à fait invisible. Cependant elles ressemblent beaucoup à de larges éléments que Flemming décrit comme neuro-épithéliaux chez les Acéphales. Je ferai seulement observer combien elles sont peu répandues chez les Prosobranches.

§ 2. — Branchie des Opisthobranches.

Je n'ai pas l'intention d'étudier complètement la struc-

ture de la branchie dans tous les groupes d'Opisthobranches pourvus de ces appendices. Ayant surtout en vue la comparaison des Prosobranches avec les types les plus voisins, je me bornerai à l'examen des Tectibranches, chez lesquels l'homologie n'est pas douteuse. La description morphologique de ces organes a été faite à plusieurs reprises d'une manière tout à fait satisfaisante. Pour les Bullidés, le Pleurobranche et l'Ombrelle, on consultera les chapitres que consacrent respectivement à la respiration MM. Vayssière (*14*), de Lacaze-Duthiers (*11*) et Moquin-Tandon (*21 bis*). Restent seulement les Aplysidés, qui sont actuellement l'objet d'un travail monographique de M. Robert (1). De la comparaison que j'ai pu faire des branchies chez ces divers animaux, je puis tirer une règle générale qu'il est facile de vérifier : la branchie des Tectibranches, quelle que soit sa complication apparente, peut toujours être envisagée comme un simple sac formé de deux lames soudées sur les bords, s'écartant ensuite de manière à ménager de chaque côté un large canal (vaisseau afférent et vaisseau efférent), très rapprochées et même presque accolées dans toute la région moyenne. Mais cette double lame, loin d'être plane, présente des replis d'ordres différents, des pinnules insérées les unes sur les autres de manière à former ces sortes de plumes élégantes qui caractérisent les Tectibranches. Ce que je tiens spécialement à faire observer, c'est que tous ces replis et ces émergences, si compliqués qu'ils soient, intéressent toujours simultanément les deux lames constitutives, absolument comme chez la Littorine, l'Haliotide, etc., les replis d'un feuillet intéressaient les deux faces du feuillet. En d'autres termes, il n'existe pas de support branchial sur lequel puissent s'insérer les pinnules; on ne peut pas davantage considérer les branchies comme formées d'une série de

(1) Tout récemment, M. R. Saint-Loup s'occupe brièvement de la branchie de l'Aplysie dans une note présentée à l'Académie des sciences. Il y décrit des « valvules ». Je ne sais ce que cet auteur entend exactement par ce mot : je n'ai rien vu qui m'autorise à supposer qu'il existe des valvules dans les sinus de la branchie.

lames juxtaposées. Elles diffèrent en cela de celles des divers Prosobranches; elles s'en rapprochent d'autre part en ce que l'espace occupé par le sang est toujours l'intérieur d'une même lamelle.

J'ai étudié la structure de cette lamelle chez l'*Ombrella mediterranea*, le *Gastropteron Meckelii*, la *Bulla ampulla*, le *Scaphander lignarius* et l'*Aplysia punctata*; les deux premiers types provenaient de Naples, les trois derniers d'Arcachon. Partout on rencontre deux larges vaisseaux afférents et efférents, à parois épaisses, particulièrement favorables à l'étude du tissu conjonctif (voir V^e^ partie, chap. II). Partout le sac sanguin est traversé par des trabécules longues et grêles, plus espacées et mieux alignées encore que celles qu'on trouve chez les Prosobranches, mais en tout semblables à celles-ci : leur nature, à la fois conjonctive et musculaire, est rendue plus nette encore par l'étirement des filets, qui ressemblent tout à fait aux fibres musculaires ordinaires. Dans les préparations à plat, on voit la place des trabécules indiquée par de petites étoiles plurinucléées : l'absence de capillaires est encore manifeste dans le cas présent.

Les *éléments nerveux* n'ont pu être mis en évidence, sauf le long du vaisseau afférent, où existe un réseau que j'ai précédemment étudié et qui représente l'organe de Spengel.

J'ai mieux réussi en ce qui concerne l'*épithélium :* il est composé en grande partie de cellules larges, à plateau distinct, à gros noyau, et, fait remarquable, *complètement dépourvues* de cils. De distance en distance seulement, on voit des éléments analogues, mais plus volumineux, pourvus d'une épaisse houppe de cils longs et vigoureux. L'examen des tissus frais a confirmé cette observation, faite tout d'abord sur des coupes dans tous les types précédemment cités. Je rapproche cette observation de celle que je viens de rapporter à propos de la Patelle, sans attribuer cependant à ces faits une importance exagérée, puisqu'ils ne semblent en rien liés au genre de vie ou aux affinités zoologiques des animaux en question.

§ 3. — Conclusion générale.

La conclusion qui se dégage de toute cette étude de la branchie, c'est l'analogie profonde qui reste au point de vue histologique entre les divers organes branchiaux des Prosobranches et des Opisthobranches.

Le caractère qui apparaît pour nous comme le plus important dans la structure de ces organes, c'est la présence constante de nombreuses fibres musculaires transversales, enveloppées d'un myolème, traversant les espaces sanguins, qui communiquent largement les uns avec les autres et ne peuvent en aucune façon être assimilés à des capillaires. Ces éléments jouent manifestement un rôle dans la circulation branchiale ; ils peuvent, par leur contraction ou leur relâchement, accélérer la sortie du sang du feuillet ou en permettre l'arrivée : ils remplissent donc les mêmes fonctions que de véritables vaisseaux, mais par un mécanisme tout différent.

Les différences et les analogies qui existent entre la branchie et l'organe de Spengel ont été résumés dans les deux chapitres précédents.

QUATRIÈME PARTIE

GLANDE A MUCUS. — SÉCRÉTION DU MUCUS.

CHAPITRE PREMIER

HISTOLOGIE DE LA GLANDE A MUCUS.

L'organe dont nous avons maintenant à nous occuper n'est autre chose que la région moyenne du manteau, comprise entre la branchie et la masse recto-génitale. Quelquefois

cette région ne présente rien de particulier, mais le plus souvent c'est par excellence la région mucipare des Prosobranches; souvent même il s'y développe des feuillets destinés à augmenter la surface sécrétante, et ces feuillets peuvent se localiser dans un espace formant un organe nettement délimité.

Pour plus de commodité nous continuerons à appeler glande à mucus toute cette région dorsale et médiane du manteau, qu'elle soit ou non spécialement mucipare, et nous en étudierons les différenciations successives. Cette large bande est sillonnée de nerfs plus ou moins nombreux, dont je n'ai pas repris l'étude topographique; ils ont été en effet étudiés et représentés dans un grand nombre de cas : M. Bouvier, entre autres auteurs, les a figurés chez plusieurs Prosobranches. Qu'il me suffise de rappeler que les nerfs destinés à la portion gauche viennent du ganglion palléal gauche, du ganglion supra-intestinal ou de la commissure viscérale : un grand nombre d'entre eux passent sous la branchie. Ceux qui innervent la portion droite viennent du ganglion palléal droit, du ganglion sous-intestinal ou de la commissure; ils passent sous la masse recto-génitale. De nombreux canaux sanguins sillonnent cette région : ils seront étudiés plus loin.

§ 1. — Glande à mucus ou organe de la Pourpre de *Purpura Lapillus*.

Parmi les différents types de glande à mucus, l'un des plus intéressants est celui des Muricidés et des Purpuridés, car c'est cet organe qui dans ces animaux sécrète la substance connue sous le nom de *pourpre*. Il se trouve de plus que cet animal se prête bien à l'observation, et que les préparations qu'il fournit sont d'une grande netteté : c'est pourquoi je le prends provisoirement comme type.

Tout le monde connaît le mémoire qu'a publié en 1859 M. de Lacaze-Duthiers sur la question de la pourpre : la sécrétion de cette substance était soigneusement distinguée

de la sécrétion urinaire, « la partie purpurigène est une bandelette... placée à la face inférieure du manteau, entre l'intestin et la branchie, plus près de celui-là que de celle-ci et ne dépassant guère en avant l'anus, atteignant tout au plus en arrière le point où le manteau arrive au contact du corps de Bojanus » (p. 37).

Il est à remarquer que la région purpurigène avait déjà été décrite exactement par Cole en 1645 (*1*); quoique le travail de Cole soit cité dans l'Encyclopédie de Bruguière, M. de Lacaze-Duthiers, qui cependant reprend la question de bien plus haut, ne le rappelle que pour mémoire. L'opinion courante vers 1859, c'est que la Pourpre était sécrétée par l'organe que nous appelons maintenant le *rein*.

Le savant professeur a démontré définitivement que la région sécrétante n'était ni un sac, ni une veine, ni une poche, mais une surface presque plane tapissée de longues cellules « renfermant la matière granuleuse qui doit se dissoudre et produire la matière colorante. Elles sont du reste très grandes; le plus souvent elles crèvent dans l'eau. Leur contenu empêche de reconnaître le noyau, si elles en ont un ». Je n'ai pas à revenir ici sur les propriétés colorantes de la pourpre, sur l'apparition de ces propriétés sous l'influence de la lumière. Ces questions sont examinées avec détail dans le mémoire de M. de Lacaze-Duthiers, et de nombreux renseignements historiques y sont présentés. Mais je dois insister spécialement sur la structure histologique de l'organe; à ce propos, si je puis confirmer en partie les observations de l'éminent professeur, je suis obligé, à mon grand regret, de me séparer de lui sur plusieurs points importants.

« Le tissu, dit M. de Lacaze-Duthiers, se compose de cellules longues, placées parallèlement les unes aux autres et perpendiculaires par leur plus long axe à la surface du manteau. Les plus superficielles forment par l'une de leurs extrémités un plan, une surface qui est celle-là même que l'on aperçoit dans les préparations indiquées précédemment en renversant le manteau et qui, ainsi qu'on peut le prévoir, est couverte

d'un épithélium vibratile comme tout le reste de la surface du corps. « Il est facile de voir, mêlées avec les cellules jaunes, d'autres cellules qui présentent une certaine transparence; celles-ci sont sans doute de formation plus récente et leur contenu n'est pas aussi près de la maturité ou d'une élaboration parfaite que dans les autres. Ces cellules forment une couche d'une certaine épaisseur et dont on voit mieux la constitution quand elles sont moins volumineuses. »

Ainsi donc, pour M. de Lacaze-Duthiers, il existe plusieurs rangs de cellules; ces cellules sont toutes de même nature, ce sont des cellules mucipares allongées, à divers degrés de développement; seulement les plus superficielles sont ciliées.

« Lorsque l'animal se contracte, ou lorsqu'on exerce une pression sur la bandelette, ce sont ces cellules qui s'échappent et deviennent libres; presque toujours baignées par un liquide, elles s'endosmosent et crèvent; alors leur contenu granuleux se mélange au mucus et aux autres cellules non déchirées. »

La glande à mucus des Purpuridés n'a pas été étudiée, à ma connaissance, depuis la publication du mémoire précédent.

Mes propres recherches me conduisent à des résultats fort différents des précédents et qu'on peut énoncer ainsi :

1° *Il n'y a qu'une couche de cellules épithéliales.*

2° *Ces cellules sont de trois sortes et ne présentent aucune transition;* ce sont *les cellules neuro-épithéliales, les cellules ciliées à plateau et à filet d'attache très grêle, les cellules mucipares.*

3° *Ces dernières ne sont jamais ciliées, elles contiennent du mucus distinct du protoplasma et du noyau, elles ne tombent pas normalement, mais elles s'ouvrent et laissent échapper graduellement une partie de leur contenu.*

Une coupe transversale du manteau, dirigée de la branchie au rectum, montre toute cette région couverte d'un épi-

(1) *Ann. sc. nat.*, 4e s., t. XII, pl. I, fig. 7.

thélium très élevé (fig. 49) ; vers le milieu en effet il atteint 180 μ, tandis que l'épaisseur du manteau, non compris l'épithélium des deux faces, ne dépasse pas 50 μ dans cette région.

A quelque distance de la branchie la coupe rencontre le vaisseau branchial afférent qui est parfaitement endigué et toujours béant, grâce à la résistance du tissu conjonctif environnant : en ce point l'épaisseur du manteau augmente (150 μ), la hauteur de l'épithélium diminue (140 μ); (il va sans dire que ces chiffres n'ont rien de constant). L'intervalle des deux lames palléales est très exactement rempli par les grandes cellules vésiculaires (cellules de Leydig), entremêlées de très nombreux éléments fusiformes et étoilés à petit noyau vivement coloré. Les espaces sanguins sont limités avec une très grande régularité et aboutissent au vaisseau afférent.

On aperçoit sans difficulté un assez grand nombre de *nerfs* (N, fig. 49) étroitement entourés par le parenchyme adjacent et anastomosés les uns avec les autres. Suivons avec soin l'un de ces nerfs : nous le verrons se rapprocher de la face interne du manteau et pénétrer tangentiellement dans la lame conjonctive épaisse qui supporte l'épithélium de la cavité palléale. Plusieurs rameaux nerveux contribuent à former ainsi un plexus irrégulièrement développé, d'où l'on voit partir, sans qu'aucun doute soit possible, de forts faisceaux pénétrant dans l'épithélium. Comme d'habitude, ces faisceaux sont accompagnés quelque temps par une mince enveloppe conjonctive à noyaux brillants et allongés. Comme on doit dès lors s'y attendre, de nombreuses *cellules neuro-épithéliales* se rencontrent en face des points de passage des faisceaux nerveux. Elles tranchent d'une manière remarquablement nette sur les cellules qui les environnent : leur noyau est beaucoup plus volumineux, coloré en rose clair, muni d'un nucléole rouge vif bien délimité ; il est très finement granuleux, sa forme généralement sphérique ; quelquefois il est réniforme ou renflé du côté périphérique (*ne*, fig. 49). Le corps de la cellule est aussi presque sphérique et donne

très brusquement naissance au filet d'attache et au col de la cellule. La vive coloration des deux prolongements permet d'ailleurs d'observer sans difficulté l'insertion de ces deux filets. J'ai suivi dans cinq ou six cas au moins ce filet d'insertion jusqu'à ce que je l'aie vu se confondre avec les fibres du nerf épithélial. Celui-ci dans quelques cas chemine tangentiellement pendant un trajet relativement long; on voit alors le filet d'attache de la cellule sensorielle s'infléchir pour arriver à sa rencontre. Le col de la cellule est démesurément long et grêle; il est rare que par suite la tête et le corps soient dans une même coupe. Les cellules multipolaires semblent rares; j'en ai cependant distingué quelques-unes.

Si pareille disposition se manifestait avec la même évidence dans un organe dont le rôle peut être douteux, l'on ne pourrait guère hésiter, il me semble, à attribuer à cet organe des fonctions sensorielles. Je puis même assurer que *dans bien des cas, l'organe de Spengel lui-même est à égalité de surface moins riche en cellules neuro-épithéliales que ces régions nerveuses de la glande à mucus chez la Purpura*. Mais il est intéressant d'observer que la distribution des cellules en question est bien loin d'être régulière dans la glande à mucus. Ainsi nous voyons qu'en des points très voisins, plusieurs faisceaux nerveux importants pénètrent dans l'épithélium; au niveau de ces points, les cellules de Flemming sont si abondantes que plusieurs d'entre elles peuvent être contiguës. Un peu plus loin, le nerf s'éloigne tangentiellement, à travers l'épithélium, de son point d'arrivée, et se termine dans des cellules de Flemming de plus en plus espacées.

Un peu plus loin encore, celles-ci ne se rencontrent qu'exceptionnellement. Remarquons en passant que les régions riches en terminaisons nerveuses présentent également un très grand nombre de cellules ciliées; les éléments glandulaires sont, au contraire, plus clairsemés que dans les régions voisines : *il y a donc dans la glande à mucus de la Purpura des régions aussi bien adaptées à un rôle sensoriel qu'une partie quelconque d'un organe présentant une différenciation*

moyenne (*celui de la Littorine, par exemple*). Néanmoins, si l'on considère tout l'ensemble de cette partie du manteau, il ne peut pas être douteux que le rôle *glandulaire* ne l'emporte sur tous les autres.

Avant même que M. de Lacaze-Duthiers n'eût démontré définitivement qu'on doit lui attribuer la formation de la pourpre, les anciens naturalistes (Cuvier, de Blainville, Quoy et Gaimard, etc.) s'accordaient à nommer cette région *glande de la glaire* ou *glande de la mucosité*. C'est qu'en effet les cellules à mucus y sont plus abondantes que partout ailleurs et fonctionnent d'une manière normale.

Nous allons exposer maintenant ce que les coupes peuvent nous apprendre sur les *cellules à mucus*.

Sur des coupes bien transversales (fig. 49), nous verrons toujours les noyaux disposés à deux niveaux ; les uns sont à une très petite distance de la base des cellules ; dans les régions pauvres en cellules neuro-épithéliales, ils sont très abondants et très serrés, disposés avec une régularité frappante, presque sur un seul rang. Ces noyaux sont compacts, tout à fait sphériques et se colorent vivement. L'autre zone (*cc*, fig. 49) est, au contraire, absolument périphérique ; la régularité est fort grande dans la même région ; mais dans les points plus particulièrement sensoriels, ils se trouvent aussi à une distance moins grande de la base ; ils sont alors extrêmement nombreux. Leur forme et leur couleur sont plus variables ; en général, ils sont ovales ; quelquefois allongés et alors très colorés, surtout ceux qui sont éloignés de la périphérie. Entre les deux zones principales, on rencontre un très petit nombre de noyaux ; ils appartiennent aux deux catégories. Les premiers sont les noyaux des cellules mucipares, les autres ceux des cellules ciliées ; les deux catégories d'éléments ont toujours la même longueur et s'étendent dans toute la hauteur de l'épithélium, de sorte que nous ne sommes pas en présence de deux couches de cellules.

Les *cellules mucipares* sont bien plus larges que les autres.

Leur forme est variable suivant la nature de leur contenu. Je suppose toujours que l'animal que je décris ait été pris bien vivant, tué rapidement et que ses éléments aient été fixés par un réactif acide. Alors le mucus n'a pas pu se produire en grande abondance, et les cellules sont encore pleines. Dans la plupart d'entre elles le contenu est finement granuleux, peu épais et se colore assez faiblement en bleu : mais parfois, à la périphérie, le mucus devient insensiblement plus compact, se colore vivement par le bleu de méthylène, et, si la coupe n'a pas subi l'action de ce réactif, garde une couleur blanc jaunâtre. Le noyau est presque toujours voisin de la base, parfois même accolé à la paroi; autour de lui on observe un fin réticulum protoplasmique coloré en rose, qui n'est pas visible si le mucus est épais, qui est au contraire facile à distinguer si le mucus est clair ou si la cellule *s'est vidée*. Je reviendrai tout à l'heure sur ce dernier cas.

Toutes les cellules à mucus s'insèrent sur la membrane de soutien. Si la coupe est oblique, ce fait ne pourra pas être observé, cela est bien évident. Mais j'ai obtenu, dans la Purpura elle-même, des coupes où, depuis la branchie jusqu'au rectum, la règle que j'énonce peut se vérifier sans peine. Plus loin, il s'est produit dans l'organe des plissements qui en rendent la surface irrégulière, comme l'avait déjà observé M. de Lacaze-Duthiers. En ces points, les cellules sont fortement courbées, et la même coupe les atteint deux fois; mais sur le bord des plis on observe facilement la courbure des cellules.

Ces cellules mucipares se terminent toutes, à leur périphérie, par une atténuation notable de leur diamètre; elles sont généralement arrondies, parfois effilées. Si leur contenu est clair, elles n'arrivent pas toujours jusqu'au bord; s'il est épais, elles l'atteignent, et parfois même le mucus fait saillie au dehors en écartant les cellules voisines : une déchirure s'est donc produite dans l'élément glandulaire. Cette déchirure s'observe bien si la cellule s'est vidée : il existe alors

une ouverture qui reste fréquemment béante sur les coupes.

On objectera sans doute à cette observation qu'on pourrait attribuer l'ouverture à l'action des réactifs. Cependant la rapidité avec laquelle était opérée la fixation suffirait peut-être à prouver que sa formation est antérieure à l'immersion dans l'acide picro-sulfurique. J'ai d'ailleurs retrouvé ces ouvertures dans tous les cas où il existe des cellules glandulaires. Nous verrons, dans le chapitre suivant, qu'on peut assister à leur production.

Il est impossible de confondre les *cellules ciliées* avec les précédentes (fig. 53). La partie la plus notable de leur substance est à la périphérie et consiste en un corps cellulaire assez étroit, mais qui se rétrécit tout à coup bien davantage quand on se rapproche de la base; ce n'est plus alors qu'un mince ruban irrégulier, présentant des étranglements quelquefois ou des parties un peu renflées. Le noyau se trouve dans la partie la plus large, qui, comme nous l'avons dit, est voisine du plateau; il est alors, en général, volumineux, pâle, fortement granuleux et faiblement coloré en rouge. La portion qui lui fait suite du côté distal semble évidée; le protoplasma est condensé surtout sur les bords et principalement au voisinage du plateau qui, par suite, est toujours fortement coloré. Parfois cependant le noyau est grêle, allongé et homogène : il est alors plus éloigné de la périphérie. Je pense que ce dernier cas est celui de cellules encore jeunes. Il y a d'ailleurs tous les intermédiaires.

Les corps des cellules ciliées sont élargis vers leur extrémité et accolés, de manière à combler les vides que laisseraient sans cela les cellules mucipares, atténuées, comme nous l'avons dit, du même côté. Toute la surface de la glande est ainsi recouverte par l'ensemble des plateaux, qui produit une aire ciliée continue. Si la glande a longtemps fonctionné, l'aire ciliée est au contraire percée d'un grand nombre de trous qu'on voit avec facilité dans des cas analogues (par exemple, dans un feuillet branchial examiné à plat). Toutes les cellules ciliées sont insérées sur la membrane

basilaire. Si elles sont abondantes, ce qui a lieu, comme nous l'avons vu, dans les régions sensorielles, on voit partir de celle-ci une véritable forêt de filaments entre lesquels se rencontrent çà et là quelques cellules glandulaires.

Dans les régions plus spécialement sécrétrices, au contraire, les cellules à mucus sont immédiatement au contact l'une de l'autre, leurs membranes paraissent accolées sans aucune interposition, depuis leur base jusqu'au sommet; mais là on aperçoit toujours une fine et grêle cellule ciliée à noyau effilé, dont le plateau, élargi tout à coup, vient recouvrir la cellule glandulaire, si épaisse qu'elle soit. Ce fait s'observe déjà bien dans la Pourpre; mais quand la glande à mucus est formée de feuillets, il se manifeste d'une manière frappante, comme nous allons le voir dans un instant.

§ 2. — Étude de la glande à mucus en général par le procédé de dissociation.

L'exposé précédent montre, je l'espère, d'une manière convaincante, la nature des éléments qui composent l'épithélium mucipare et les rapports de ces éléments entre eux. J'ai cherché à pousser plus loin l'analyse histologique en isolant avec soin leur structure. Ces recherches présentent une assez grande difficulté. J'ai dû les faire porter sur des animaux assez nombreux et essayer un assez grand nombre de méthodes de dissociation.

Deux écueils étaient à éviter : ou bien le réactif employé était lent et peu énergique, ou, plus exactement, peu propre à coaguler le mucus; alors celui-ci, se gonflant sous l'action de l'eau, faisait éclater les cellules qui le contenaient et déformait les cellules voisines; ou bien le réactif était énergique : il risquait alors de produire sur les cellules ciliées d'autres déformations. Il fallait, d'autre part, séparer les cellules ciliées qui, comme on le sait, sont fortement soudées par leur plateau. Je n'ai guère obtenu de bons résultats avec l'acide osmique, car ce réactif exagère d'une manière frappante, pendant quelques instants, la production du mucus.

Il était indispensable d'agir aussi rapidement que possible pour enlever la coquille, détacher un fragment de la glande à mucus et la plonger dans un réactif capable de fixer les éléments. J'ai employé avec succès trois liquides différents :

1° L'acide picro-sulfurique assez fortement acétifié ;

2° Le chlorure de ruthénium en proportion telle que la teinte de la dissolution soit d'un rouge assez clair. C'est le meilleur des réactifs que j'ai employés jusqu'ici. Malheureusement je n'ai pas pu m'en procurer autant que je l'aurais désiré. Il colore les cellules comme le bichromate concentré, mais il ne les ratatine en aucune façon, met les noyaux bien plus nettement en évidence, respecte les cils vibratiles et facilite la dilacération faite par les aiguilles.

3° Un mélange ainsi composé :

Eau distillée................	200	grammes.
Alcool à 90°...............	10	—
Glycérine..................	5	—
Acide acétique............	10	—

Ce mélange, étant fortement acide, facilite la coloration des éléments par le bleu de méthylène. On se rappelle que les membranes des cellules épithéliales absorbent fortement ce réactif, ce qui en rend l'observation particulièrement commode.

La dissociation de fragments fixes était faite ensuite dans l'alcool au tiers, l'acide osmique au 1/10000 ou le réactif acide que je viens de signaler. Celui-ci en particulier m'a donné de bons résultats sur des animaux venant de Naples, et par conséquent déjà fixés par divers réactifs et par l'alcool.

Enfin j'ai opéré sur la Pourpre, la Cassidaire, la Ranelle, le Buccin et l'Haliotide. Partout j'ai trouvé les mêmes éléments. J'en ai représenté quelques-uns dans la planche XI ; j'aurais pu multiplier beaucoup ces exemples.

Cellules neuro-épithéliales. — Leur dissociation réussit rarement. Comme Flemming et tous ses élèves l'ont déclaré maintes fois, elles se cassent toujours dans le voisinage de la

tête (fig. 54). On trouve par suite des éléments formés d'un corps très renflé avec un gros noyau, et de deux filets démesurément longs; les têtes isolées se voient fréquemment.

Vers le tranchant des feuillets, dans l'Haliotide et le Buccin, on trouve des paquets d'éléments analogues, mais réunis par l'une de leurs extrémités. Des cellules épithéliales ordinaires pourraient présenter le même aspect (fig. 53). Cependant, dans quelques cas, j'ai réussi à retrouver des cellules entières semblables à celles que j'avais vues en coupes avec un noyau renflé, un long col et une tête étroite munie de cils ou de soies (γ, fig. 53).

Cellules ciliées. — Elles sont très variables de forme et de grandeur; une description détaillée de chacune est inutile. J'ai représenté (fig. 51, 53, α, β, γ, δ) les plus intéressantes, observées chez le Buccin et l'Haliotide. J'ajouterai seulement : 1° qu'elles peuvent être soudées assez intimement pour qu'il soit impossible de voir isolément le filet d'attache de chacune d'elles (fig. 51); 2° que ce filet peut être souvent divisé en deux ou trois vers la base (fig. 53, δ).

Cellules glandulaires. — Rien n'est plus facile que d'obtenir des paquets de ces cellules encore soudés par leur base, isolés à leur sommet, et d'observer que tous ces sommets sont arrondis ou terminés en pointe mousse et *toujours dépourvus de cils* (fig. 50, *a*). Toutes les cellules ainsi closes ont un contenu finement granuleux et plus ou moins épais. Pour voir leur noyau, après les avoir fixées, on les traite par l'alcool à 70° pour enlever l'acidité, puis par le vert de méthyle dans l'alcool; puis on lave encore à l'alcool. On voit alors facilement tous les noyaux au même niveau, près de la base. Ces cellules s'isolent en général facilement, sauf dans la Ranelle où elles atteignent une longueur énorme (on les voit facilement à l'œil nu), et, comme elles sont très étroites, elles se cassent fréquemment. Dans l'Haliotide, au contraire, on peut en faire de belles préparations.

Il est intéressant de savoir comment ces cellules s'insèrent sur la membrane de soutien. Cela se fait généralement (ou

du moins dans tous les cas sur lesquels je ne puis avoir de doute) par le moyen d'un fin pédoncule qui aboutit dans le voisinage du noyau (fig. 50, β, ζ, κ). Cependant, dans les cellules jeunes, l'insertion se fait, ou par toute la surface, ou par plusieurs filets d'attache. Mais le pédoncule en question se voit toujours très bien quand la cellule est vide de mucus. On peut alors constater qu'il est plein d'un protoplasma assez dense qui se relie à celui qui entoure le noyau.

Si nous examinons une cellule à contenu clair et transparent, nous verrons toujours sans difficulté un amas finement granuleux, remplissant le fond de la cellule et se reliant par de fines trabécules à d'autres petits amas situés en général tout contre la membrane. Ces trabécules traversent la cellule dans tous les sens et s'observent aussi le long de la membrane (fig. 50, β). On voit ici nettement la distinction entre le protoplasma et le paraplasma, distinction si nette dans les cellules végétales. Le mucus contenu à l'intérieur des cellules glandulaires *est un produit de l'activité du protoplasma, produit différent du protoplasma lui-même* et non pas une modification de tout l'ensemble de la substance cellulaire; l'observation suivante le prouve également.

Toutes les fois que le contenu d'une cellule glandulaire est transparent et ne paraît pas différer du liquide ambiant, la cellule en question présente à son extrémité périphérique une ouverture circulaire ou ovale bien régulièrement délimitée (fig. 50, γ, δ, ε). Cela prouve que la sécrétion s'est faite par déhiscence; les bords de l'ouverture sont souvent disposés de manière à former une sorte de cheminée, comme si la déchirure s'était produite sous l'action d'une poussée interne. Rarement la membrane présente en ce point des denticulations produisant l'impression d'une déchirure. Il n'y aurait rien d'étonnant à trouver dans les éléments dissociés de la glande à mucus des cellules trouées, si la région que l'on observe avait été laissée assez longtemps en contact avec l'eau. On sait, en effet, depuis longtemps que le mucus, comme l'albumine, se gonfle démesurément en présence de

l'eau, et que, d'autre part, il ne peut pas filtrer à travers les membranes : c'est le type des substances *colloïdes*. Or, en vertu des lois de l'osmose, l'eau continue à pénétrer à travers la paroi de la cellule jusqu'à ce que le mucus soit complètement saturé, et quoique la membrane offre une résistance considérable, elle finit forcément par se rompre; la rupture se fera tout naturellement près de la pointe, puisque c'est là que la protection et la résistance sont le plus faibles. Ce phénomène est d'ailleurs bien connu, et M. de Lacaze-Duthiers l'avait observé en 1860.

Les choses se passent-elles de même dans la cellule vivante et en place? c'est peu probable. Les cellules ciliées se rejoignent quand la glande ne fonctionne pas, et l'osmose doit se faire difficilement à travers leurs plateaux épais et riches en protoplasma.

L'accroissement de volume qui détermine la poussée et la déhiscence de la cellule tient à des phénomènes physiques et chimiques plus complexes qu'il nous est difficile d'analyser actuellement.

Les observations (coupes et dissociations faites sur des éléments fixés) nous donnent des preuves *indirectes* à l'appui d'une explication simple du mécanisme de la sécrétion du mucus. Cette explication peut être donnée comme un *résumé* des deux chapitres précédents.

La substance sécrétée est un produit différent du protoplasma; elle s'échappe de la cellule par une ouverture de celle-ci; le protoplasma et le noyau restent en place pendant un temps plus ou moins long, et l'enveloppe reste attachée à la membrane basilaire.

Les cellules qui jouissent de cette propriété sont toujours disposées sur un seul rang; elles ne sont pas ciliées : elles ne tombent pas normalement; dans des organes pris sur des animaux bien vivants et fixés rapidement, on trouve généralement un noyau et du protoplasma au fond des cellules vides de mucus.

Il nous reste encore à appuyer cette manière de voir par

l'observation directe. J'ai réussi à étudier sur les mêmes éléments bien vivants les diverses phases de la sécrétion du mucus, et j'ai tenté de faire le départ des phénomènes que l'on doit considérer, soit comme normaux, soit comme pathologiques et caractéristiques de la dégénérescence de l'organe. Ce sont ces *preuves directes* que je vais maintenant présenter.

CHAPITRE II

PHÉNOMÈNES INTIMES DE LA PRODUCTION DU MUCUS.

Après avoir examiné avec soin la surface de la *glande à mucus*, chez un certain nombre de Prosobranches vivants, j'ai cru indispensable de m'adresser, pour l'observation directe des phénomènes de sécrétion, à d'autres régions où ces mêmes phénomènes se manifestent avec une intensité moins grande, et peuvent être plus facilement analysés. La multiplicité des cellules muqueuses rend en effet la surface de la glande à mucus tout à fait opaque, et la production abondante de la substance sécrétée empêche d'apercevoir nettement les régions sous-jacentes. D'autre part, même si l'on étudie, comme l'a fait M. Wegmann pour l'Haliotide, un des feuillets de la glande, dans les différents cas où celle-ci en présente (Haliotide, Ranelle, Buccin), on se trouve encore en présence d'un organe trop compact et trop épais, même sur ses bords, pour se prêter facilement à l'observation par transparence. Je me suis par suite arrêté pour cette étude aux *lamelles de la branchie*, qui se conservent longtemps intactes, et que je pouvais avoir aussi transparentes que je le désirais en choisissant celles qui sont plus ou moins éloignées de l'extrémité de la branchie. Pour observer une production abondante de mucus, j'examinais le côté afférent où les cellules muqueuses sont plus abondantes que partout ailleurs; au contraire, pour avoir ces éléments isolés au milieu des cellules ciliées, je m'adressais au bord efférent :

La lamelle était prise sur une *Cassidaire* tantôt bien vivante, tantôt presque morte ou même tout à fait morte, mais depuis peu. Elle était mise dans une petite cellule creuse, ou sous un verre couvre-objet soutenu par deux petites bandes de papier pour éviter l'écrasement. J'ajoutais fréquemment une goutte d'eau de mer de manière à obtenir un courant lent et continu.

Je me suis aperçu bien vite que la production du mucus dans un organe ainsi isolé était beaucoup plus lente que je ne l'avais cru tout d'abord : quand on ne s'occupe que de la branchie, si l'animal est en bon état, l'épithélium se conserve fort bien pendant un temps relativement long. La vitalité de ces éléments est d'ailleurs presque incroyable. Sur une Cassidaire morte depuis douze heures et ne donnant aucun réflexe, ni dans les tentacules ni dans le manteau, alors que l'épithélium de la glande à mucus tombe tout d'une pièce, celui de la branchie continue à montrer pendant plus d'une heure sous la lamelle des mouvements actifs des cils vibratiles.

La surface libre d'une lamelle branchiale prise sur un animal en bon état, ou sur un animal fixé rapidement, est parfaitement lisse et revêtue d'une manière continue de cils vibratiles : on n'y voit ni saillie ni cavité; la ligne qui constitue l'arête du feuillet d'un côté ou de l'autre est également continue. En somme, des observations que j'ai pu faire dans tout le cours de mes recherches, sans qu'il soit indispensable d'entrer à ce sujet dans le détail, je puis conclure que, *avant la production abondante de mucus*, *les plateaux des cellules ciliées se rejoignent exactement et forment à l'organe un revêtement continu dépourvu de saillies et d'ouvertures*.

C'est ce qu'on voit fréquemment aussi sur les animaux provenant de la station zoologique de Naples, et qui sont fixés rapidement.

Au bout de quelque temps, on voit la surface des cellules ciliées se bomber d'une façon très appréciable : les éléments

voisins sont séparés les uns des autres par un léger sillon et, sur le bord du feuillet, le contour apparent paraît non plus régulier, mais marqué de petites ondulations. Ce gonflement permet de distinguer avec une grande netteté chacun des éléments qui atteignent la surface libre : il s'accentue bientôt, et dès lors on peut voir que les cellules mucipares et les cellules ciliées sont le siège de phénomènes différents qu'il convient d'examiner séparément.

1° *Fonctionnement des cellules mucipares.* — Les cellules mucipares n'atteignent pas tout d'abord la surface du feuillet : il est facile de s'en convaincre en examinant le bord *efférent* d'une lamelle, où ces éléments sont relativement rares, séparés par des paquets importants de cellules ciliées, et par suite faciles à distinguer les uns des autres. On les reconnaît, en observant un peu au-dessous du niveau des plateaux, à leur contenu *finement granuleux* et opaque et à leurs dimensions (fig. 55, *a*). Au bout de peu de temps, la surface se hérisse de mamelons saillants qui écartent les cellules ciliées ; chacun d'eux est la surface d'une cellule glandulaire ; le bleu de méthylène en met en évidence la membrane (*Theca* des auteurs allemands), elle est d'abord continue et non ciliée. Un peu plus tard, on voit le mamelon s'accentuer et faire saillie au dehors. Une goutte d'acide acétique pourra coaguler presque instantanément la substance en cet état, et la rendre opaque au point de permettre d'étudier d'un seul coup d'œil la répartition des éléments sécréteurs dans l'épithélium ; un peu de bleu de méthylène ou de vert de méthyle nous donnera de belles préparations faciles à conserver. Mais laissons le processus s'accomplir d'une façon normale, et portons notre attention sur une cellule gonflée mais encore intacte, refoulant sur ses côtés les cellules ciliées qui l'environnent. Le contenu est d'abord épais, granuleux à peu près partout, mais plus clair cependant vers la base. Puis la région voisine de la périphérie est bien plus opaque que le reste et divisée en gouttelettes irrégulières, grossièrement polyédriques, et dont la formation commence

à se manifester un peu plus bas (fig. 52). Nous voyons la masse affluer graduellement vers le bord de manière à ballonner de plus en plus l'extrémité correspondante et à écarter les cellules voisines. Il existe alors entre ces dernières une sorte de petite cheminée, au fond de laquelle se produit un orifice dû au déchirement de la membrane, ainsi que le décrit fort bien M. Wegmann :

« Un petit clapet est enlevé et il se fait un orifice circulaire; rarement ce clapet reste adhérent en un point du pourtour de l'orifice; le plus souvent il est entraîné par la matière sortant de la cellule. » Le fait est exact; je ferai remarquer seulement le faible diamètre de l'orifice, qui n'occupe même pas tout le fond de la cheminée ménagée entre les cellules voisines. Aussi la goutte de mucus s'étrangle-t-elle généralement beaucoup à sa sortie, comme le montre clairement la figure 58, α et β.

Si l'on voit une grosse boule de mucus perler en un point quelconque de la surface, on peut être sûr de trouver, en déplaçant le point, l'orifice de sortie un peu plus loin dans la portion rétrécie. Avec un peu de patience on voit les gouttes d'excrétion augmenter considérablement et sans secousse; j'ai observé tous les stades correspondant au point représenté fig. 58. J'en reproduis la phase moyenne, la plus caractéristique. Un peu plus tard on voit la grosse goutte de mucus s'étirer, tenir à la cellule sécrétrice seulement par un pédoncule mou et flexible qui se rompt enfin et laisse échapper le mucus dans le milieu ambiant. Il est toujours formé de gouttelettes très distinctes et relativement volumineuses, formées par la division des amas polyédriques observés plus haut. Il s'agite dans le tourbillon produit par les cils vibratiles des cellules épithéliales, et finit par prendre une forme sphérique. Les cils vibratiles jouent certainement un rôle très actif dans cette expulsion, car on voit sous l'influence de leur mouvement la goutte de mucus s'agiter dans tous les sens avant de se détacher tout à fait.

Une fois la première gouttelette expulsée, l'excrétion n'est

pas terminée pour ce qui concerne la cellule dont il s'agit : M. Wegmann l'a entrevu vaguement quand il dit : « On voit aussi des cellules ayant déjà un orifice s'étrangler et se séparer une seconde fois. Par les ouvertures ainsi pratiquées, le contenu des cellules sort et forme le mucus. » En réalité, les choses continuent à se passer comme précédemment : le mucus continue à passer en s'étirant à travers l'ouverture et forme une seconde gouttelette qui se détache comme la première. Le processus se reproduit-il encore longtemps de la sorte? Je ne saurais l'affirmer. Dans tous les cas, je puis présenter un cas directement observé de la répétition du phénomène, c'est celui de la cellule 1, de la figure 58 α et β. Dans l'intervalle de deux expulsions successives, l'ouverture ne s'était pas refermée, et les plateaux voisins ne s'étaient pas rejoints par suite de la poussée considérable qui devait exercer la masse énorme de mucus qui distendait encore les parois de la cellule sécrétrice.

Un peu plus tard le mucus devient de plus en plus épais, tandis que la portion basilaire de la cellule s'éclaircit graduellement et laisse voir le noyau avec le protoplasma environnant. Je n'ai pu déterminer dans le cas présent si le noyau et le protoplasma finissaient par être expulsés : le fait est possible puisque nous allons assister à la désorganisation complète du tissu. En tous cas je puis affirmer que *pendant plus d'une demi-heure* je n'ai rien pu voir qui m'autorise à croire que cette destruction de la cellule sécrétrice se produise comme un fait normal.

Rappelons-nous d'autre part les résultats que nous a donnés l'observation indirecte (dissociation et coupes) : on trouve en abondance dans les organes mucipares des cellules *ouvertes*, vides de mucus, et encore pourvues de protoplasma et de noyau. Il me paraît donc probable que, la production du mucus une fois terminée, la cellule sécrétrice continue d'exister mais revient sur elle-même par suite de la pression des cellules voisines ; les plateaux écartés reviennent au contact; l'ouverture se bouche peut-être, mais cela

est peu important; dans tous les cas la surface ciliée redevient continue. Ce ne serait donc que dans les cas pour ainsi dire pathologiques, dans les cas d'une production exagérée, que l'élément sécréteur mourrait par suite de la sécrétion. Je ne veux pas dire pour cela que le fait ne puisse pas se produire chez l'animal vivant : on trouve en effet des différences considérables pour l'opacité du mucus fourni dans les circonstances diverses. Mais je tiens à faire observer, et cela n'est plus une hypothèse, que, même dans un organe détaché de l'animal, la sécrétion des cellules non ciliées n'entraîne pas de longtemps l'expulsion du noyau et du protoplasma, et par suite la mort de la cellule et que la sécrétion se fait par déhiscence. C'est ce que nous avons déjà supposé d'après l'observation indirecte.

2° *Scission des cellules ciliées.* — Nous avons dit que, peu de temps après le commencement de l'observation, un léger gonflement se produisait aux dépens des plateaux ciliés. Ce phénomène reste peu marqué pendant un temps assez long, tandis que la sécrétion du mucus aux dépens des cellules mucipares se manifeste plus rapidement.

En observant l'une quelconque des cellules ciliées, on peut voir par un changement répété de la mise au point que la masse intérieure de la cellule est moins dense que le protoplasma périphérique, ce qui se manifeste d'ailleurs d'une façon bien évidente sur les coupes. Plus tard les saillies s'exagèrent et les cellules ciliées proéminent au point que l'on croirait être en présence d'une substance pâteuse tendant à tomber en formant une goutte qui aurait peine à se détacher. Mais ce processus est extrêmement lent : ce n'est qu'au bout d'un quart d'heure au moins que l'on voit la surface du feuillet toute hérissée de ces proéminences. Si au contraire on prend tout de suite une branchie séparée depuis quelque temps du corps, ou appartenant à un animal déjà mort ou à peu près, l'aspect que je décris est celui qu'on observe normalement. Les cellules épithéliales qui sont gonflées de la sorte ne sont pas mortes encore,

car les cils vibratiles continuent à s'agiter avec la plus grande vivacité. Ce stade est d'ailleurs particulièrement favorable à l'observation de leur mouvement, car le contour apparent des éléments périphériques forme une petite surface très transparente qui ne se projette plus sur les éléments voisins. On voit alors les cils s'insérer assez profondément dans le plateau, par une sorte de petite tige un peu épaissie vers la base et presque rigide. C'est un peu au delà de leur insertion qu'ils sont doués d'une grande flexibilité; on dirait de petits fouets vibrant au bout d'un manche qui suivrait avec peine leurs mouvements. Ces faits sont d'ailleurs trop connus et trop généraux pour que j'aie besoin d'y insister davantage.

En suivant pendant un temps suffisamment long la marche du phénomène (une demi-heure environ pour le cas présent), j'ai pu observer en un grand nombre de points à la fois la manière dont il prend fin. Quand l'allongement de la saillie est suffisamment prononcé, un étranglement se produit au milieu de la région ciliée : une petite sphère est ainsi formée, reliée au reste de la cellule par un mince pédoncule qui va en s'étirant de plus en plus et qui finalement arrive à se rompre. Un petit globule est alors mis en liberté ; il est cilié, mais pas sur toute son étendue; il est hyalin, parfaitement transparent et paraît pauvre en protoplasma; il ne contient pas trace de noyau. Il s'agite quelque temps dans le liquide, au voisinage de la surface de l'organe et détermine un vif mouvement de translation des autres débris qui viennent à son contact. Le reste du pédoncule qui le faisait ressembler à une petite ampoule de verre, ne tarde pas à disparaître, sans doute par suite de l'osmose de l'eau qui fait gonfler le contenu et distend la membrane, et l'on voit ainsi se former des petits globules ciliés qui ont été vus par divers observateurs dans des cas analogues. Quant à la cellule qui s'est ainsi coupée, elle continue à vivre quelque temps, car la partie du pédoncule qui reste adhérente s'atténue de son côté, le plateau, qui n'a disparu qu'en

partie, reprend son aspect primitif et continue à présenter des mouvements ciliaires.

En résumé, nous avons acquis une première notion sur le fonctionnement de l'épithélium de revêtement : *Les cellules ciliées s'allongent, les plateaux se gonflent, s'étranglent et il s'en détache un petit globule cilié, hyalin, dont la chute n'entraîne pas la mort de la cellule.* Ni le noyau ni la masse essentielle du protoplasma ne sont intéressés par ce phénomène. Le processus est d'ailleurs lent, et n'arrive à son terme que fort tard.

Il est facile de distinguer les vésicules en question des globules de mucus sécrétés par les cellules glandulaires : ces derniers ne sont pas ciliés, ils ont un contenu bien plus épais et plus granuleux : ce n'est qu'à la longue qu'ils arrivent à se diviser en vésicules hyalines après avoir absorbé une quantité d'eau probablement considérable.

3° *Expulsion des cellules mortes.* — Pendant que ces faits se produisent, on peut assister dans les mêmes points à d'autres phénomènes plus curieux ; je veux parler de l'*expulsion des cellules mortes*, fait connu dans certains cas, comme le précédent, mais qui, je pense, doit se manifester rarement avec une netteté comparable à celle que j'ai constatée ici. Sur le bord efférent de la branchie, tout le long du contour apparent, avant même que les proéminences des cellules ciliées soient très accentuées, on trouve, de distance en distance, des cellules sortant complètement de la masse épithéliale, comme si elles en avaient été chassées par la compression de la lamelle (fig. 55). Or, on se souvient que j'avais évité avec soin cette cause d'erreur, dont l'effet, du reste, ne se serait pas manifesté sur l'extrême tranchant du feuillet branchial.

Ces éléments sont très variables d'aspect, comme le montrent les figures 55, 56, 57. Les uns (55, 55 *a* au bas de la planche, 57 *c*) sont déjà très éloignés de la surface ciliée, à laquelle ils sont rattachés par un long pédoncule ; leur plateau est gonflé et démesurément saillant, encore

hyalin, et présentant seulement à la surface des ponctuations correspondant aux points d'insertion des cils. Ces derniers sont en général conservés, mais inertes, raides, courbés dans tous les sens, séparés les uns des autres ; quelques-uns sont pendants sur le côté. D'autres fois (fig. 54) ils manquent absolument. Le corps même de la cellule est plus ou moins gonflé, plissé et déformé ; parfois, cependant, le contour normal est encore assez bien maintenu. Mais le protoplasma est toujours trouble et rempli de vacuoles ; le noyau est brisé en plusieurs morceaux inégaux, comme me l'ont montré des préparations colorées après fixation à cet état par l'acide picro-sulfurique. J'espère d'ailleurs qu'un coup d'œil jeté sur les figures 55 et 55*a*, 56 et 57, ne laissera aucun doute à ce sujet : nous avons bien affaire à des cellules mortes, dont l'aspect contraste d'une manière frappante avec celui des cellules avoisinantes.

Tout autour de la cellule expulsée, il était curieux de voir le mouvement presque désordonné des cils vibratiles appartenant aux cellules restées en place. Quoique le fait puisse paraître un peu forcé, je crois pouvoir affirmer qu'il y avait une convergence réelle des pointes de ces cils dans la direction du pédoncule de l'élément mort ; cette impression résulte pour moi et pour les personnes à qui j'ai montré le phénomène, de l'examen de plusieurs cas analogues ; quoi qu'il en soit, le pédoncule étant extrêmement mou et flexible, la cellule était ballottée dans tous les sens, obéissant au mouvement imprimé à sa base et au courant d'eau produit tout autour (fig. 55γ). A chaque instant l'on s'attendait à la voir se détacher, mais cela ne se produisait que fort tard, et ce n'est qu'au bout d'un quart d'heure que se manifestaient les changements indiqués par la succession des figures 55α,β,γ. A la fin j'ai été témoin de la séparation qui semblait inévitable, et je l'ai vue réalisée pour plusieurs autres cellules ; d'autres fois, les cils se sont arrêtés avant l'expulsion et se sont fixés dans une position singulière, fortement couchés le long du plateau.

On doit dès lors s'attendre à trouver dans le voisinage de l'organe observé, des cellules mortes encore entières et semblables à celles que j'ai vues se détacher. On en rencontre en effet quelques-unes (fig. 56). Le fait a été d'ailleurs observé et décrit par M. de Lacaze-Duthiers dans son mémoire sur la Pourpre ; j'aurais pu en figurer un assez grand nombre d'exemples tout à fait analogues.

Le troisième point que nous avons à signaler consiste donc dans l'*expulsion totale de cellules mortes, ciliées ou non, plus ou moins gonflées, plus ou moins vacuolaires, et offrant çà et là quelques débris de noyaux. Cette expulsion se fait sous l'action des cils des cellules voisines encore vivantes.*

Un point de grande importance à signaler : les deux derniers processus relatifs aux cellules ciliées se produisent beaucoup plus tard que l'expulsion des gouttelettes sécrétées par des cellules mucipares.

4° *Discussion.* — Tels sont les phénomènes qu'on peut observer en examinant sous le microscope une lamelle branchiale. Mais une discussion est nécessaire pour établir la valeur de ces observations. Il est évident qu'une objection grave peut être faite à la méthode employée : il s'agit d'une fraction d'un organe détachée de l'animal et étudiée isolément sur l'animal vivant. Qui nous dit que les faits se passent normalement comme nous venons de les décrire? Ne sommes-nous pas ici en présence d'un cas absolument pathologique? Je répondrai d'abord que l'organe auquel je m'adresse jouit d'une vitalité extraordinaire, puisqu'une branchie isolée continue à vivre douze heures dans de l'eau bien propre ; une branchie de Trochus donne des réflexes vingt-quatre heures après que le manteau a été fixé par des épingles. Elle contient des éléments nerveux qui assurent l'indépendance de chaque lamelle. La vie *générale* de l'animal n'est d'ailleurs probablement liée qu'indirectement à la marche intime du phénomène. Je ferai remarquer de plus qu'il est impossible d'étudier la formation du mucus dans le manteau sans ouvrir l'animal; mais on peut rechercher

jusqu'à quel point les phénomènes liés aux propriétés des cellules épithéliales sont troublés par suite de cette opération.

Or il est un point que j'espère voir admettre facilement : c'est celui qui consiste à faire le départ des différentes substances qu'on peut remarquer dans le mucus observé après la sécrétion. On me concédera, je l'espère, que s'ils se produisent *normalement*, chez l'animal vivant, les globules de mucus, les vésicules ciliées, les cellules mortes, ont bien respectivement l'origine que je leur attribue : les phénomènes observés sont trop nets et trop lents pour pouvoir être radicalement modifiés par l'isolement de l'organe. Or la comparaison avec les preuves indirectes tirées de l'observation d'animaux fixés rapidement, démontre que la sécrétion du mucus dans les cellules *sécrétrices* se passe bien comme nous venons de le décrire. Un second point bien plus difficile à éclaircir est le suivant. Que doit-on penser des modifications dont les cellules *ciliées* sont le siège et qui s'observent *beaucoup plus tardivement?* A mon avis, si elles se produisent réellement sur l'animal vivant, ce n'est que dans le cas où la production du mucus se prolonge pendant un temps très long, puisqu'il en est déjà ainsi sur l'organe détaché, où la désagrégation doit être bien plus rapide. De plus, dans les coupes très nombreuses d'organes mucipares que j'ai eu l'occasion d'observer, *je n'ai jamais trouvé de cellules ou de plateaux pédonculés et prêts à se détacher*, *tandis que j'ai rencontré fréquemment des gouttelettes de mucus à l'entrée des cellules glandulaires*. Je crois donc devoir conclure que la production des vésicules ciliées et l'expulsion des cellules mortes sont des phénomènes *pathologiques*, précurseurs de la *mort* de l'épithélium. Les substances en question ont été vues par divers observateurs, notamment par M. de Lacaze-Duthiers, dans le mucus détaché d'un animal ouvert depuis quelque temps ; on ne les rencontre pas sur les coupes d'animaux fixés rapidement, même aux environs de la glande à mucus. La même observation s'applique exactement

aux cellules mortes dont nous avons observé l'expulsion.

La formation *normale* du mucus doit donc être attribuée, à mon avis, *exclusivement* aux cellules que nous avons décrites sous le nom de cellules sécrétrices. Il n'est pas douteux, d'après les observations courantes, qu'elle ne soit liée à des sensations de l'animal, et par suite placée sous la dépendance du système nerveux. L'observation d'un organe isolé ne prouve pas que les phénomènes d'osmose suffisent pour la déterminer. La vitalité du protoplasma, et peut-être même l'excitation nerveuse, peuvent se prolonger assez longtemps pour déterminer les phénomènes complexes de désassimilation que nous entrevoyons, mais que nous ne pouvons pas décrire avec précision.

5° *Fin du phénomène.* — Si nous tenons à connaître exactement les substances qu'on trouve dans le mucus quand la destruction des tissus est en train de s'opérer, rien n'est plus facile; il suffit de recueillir un peu du mucus blanchâtre et épais qui remplit la cavité palléale d'un Prosobranche récemment mort, ou bien encore qui se trouve sur le manteau d'un animal bien vivant dont on a ouvert la coquille et étalé le manteau. Si nous prenons un peu de cette substance en ayant bien soin de ne pas toucher la couche épithéliale sous-jacente, et que nous la portions sous le microscope, nous y verrons une masse homogène semblable à du blanc d'œuf, tenant en suspension une grande quantité de corpuscules auxquels la masse doit son opacité. Ce sont tout d'abord des petites sphères formées de la substance granuleuse, opaque et par suite grise par transmission, que nous connaissons déjà. On trouve aussi des sphères présentant comme les précédentes les dimensions les plus variées, mais en différant par leur transparence et l'absence de granulations. Il va sans dire qu'il existe des intermédiaires. Fréquemment les petites sphères de l'une ou l'autre catégorie sont réunies en amas de formes diverses, fréquemment sphériques, plus souvent irrégulières et formées d'éléments de diverse grandeur, ces éléments sphériques étant les uns transparents, les au-

tres granuleux. On trouve aussi parfois des vésicules semblables par leur nature aux sphères claires, mais dont le contenu est divisé de manière à présenter d'une manière frappante l'aspect d'un œuf en voie de segmentation : tout cela se trouve aussi dans le mucus produit par l'épithélium bien vivant : c'est le résultat du gonflement par l'eau de la substance albuminoïde que nous avons appelée le mucus proprement dit, et que les Allemands nomment *Sekret* ou *Paraplasma*.

Dans les portions les plus épaisses, les granulations sont fines, très abondantes et serrées, et disposées par traînées, comme il est naturel, puisque la substance fondamentale est épaisse et se laisse étirer comme l'albumine de l'œuf. Avec un fort grossissement on aperçoit encore des sphères claires et opaques de petites dimensions, et d'innombrables granulations provenant de la désagrégation des sphères opaques.

Rien ne nous permet, dans le cas présent, de distinguer d'une manière précise dans quel cas nous avons affaire à du mucus ou bien à du protoplasma désagrégé provenant du corps même de la cellule (Zellsubstanz). Mais çà et là dans les vésicules opaques on trouve des granulations plus fortes qui se colorent vivement par le vert de méthyle. Nous sommes donc autorisés à considérer quelques-unes de ces vésicules comme de simples noyaux mis en liberté et non encore désagrégés. On trouve d'ailleurs quelques-uns de ces noyaux encore entourés de protoplasma et même, en assez petit nombre, il est vrai, des cellules entières, avec leur noyau et leur filament d'attache; les unes sont pleines de mucus, les autres, plus abondantes, ont un contenu clair, vaguement granuleux, présentant dans les environs du noyau une petite quantité de protoplasma diffus sans contour défini, qu'il est facile de reconnaître pour évidemment mort.

Si l'on attendait encore plus longtemps, les cellules gonfleraient encore davantage et tomberaient sinon spontanément, au moins sous la moindre pression. Mais ces phénomènes, je le répète, sont bien évidemment pathologiques;

ils ne se manifestent pas dans la production normale du mucus : ce dernier est donc un produit de l'activité fonctionnelle des cellules et non de leur mort, comme quelques zoologistes le croient encore aujourd'hui.

CHAPITRE III

DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE DE LA GLANDE A MUCUS CHEZ LES PROSOBRANCHES

La glande à mucus de la Purpura, que nous avons examinée avec détail, peut être considérée comme un type de différenciation moyenne. Nous allons rencontrer des cas où la sécrétion du mucus est plus abondante ou plus localisée. d'autres au contraire où la région moyenne du manteau n'est pas spécialement adaptée à la fonction sécrétoire.

§ 1. — Diotocardes.

a. *Fissurelle*. — D'après M. BOUTAN, la glande à mucus de la Fissurelle n'existe pas. Il est bon de préciser cette assertion, qui est exacte si on l'envisage au point de vue physiologique : il n'y a pas en effet dans la Fissurelle de région mucipare différenciée ; cependant la région qui correspond morphologiquement à la glande à mucus existe, puisque entre les deux branchies existe du côté dorsal un large espace qui n'est occupé par aucun organe. Cet espace, qui forme le plafond de la cavité palléale, est tapissé de cellules cubiques où se distinguent un assez petit nombre de cellules mucipares ; quand on s'approche du trou apical, les cellules deviennent plus plates, et les éléments sécréteurs ne se rencontrent plus. La région la plus différenciée au point de vue sécrétoire est le bord afférent du support branchial ; les cellules à mucus y sont très hautes et très nombreuses ; en somme, il est exact de dire que la glande à mucus de Fissurelle n'est à aucun degré différenciée.

b. *Néritidés*. — Chez les *Néritidés*, la glande à mucus est

encore absolument indistincte, l'épithélium est plat, sauf vers le bord du manteau et dans le voisinage de l'insertion de la branchie ; il est toujours très faiblement mucipare.

c. *Trochidés*. — Chez le genre Trochus, la région qui s'étend entre la branchie et le rectum est visiblement plus apte à la sécrétion que chez la Fissurelle ; la partie la moins riche en cellules sécrétrices est celle qui est recouverte par la portion libre de la branchie. A la partie antérieure du manteau, à droite de la branchie et sur le bord afférent du support branchial, l'épithélium se relève et les cellules mucipares deviennent plus abondantes. La région la plus riche est celle qui tapisse le vaisseau afférent, surtout à sa partie postérieure ; il subsiste néanmoins, même à ces points, un assez grand nombre de cellules ciliées disposées en paquets. Mais la région la plus importante à ce point de vue, c'est une bande qui s'étend entre le rectum et la branchie, au niveau de l'ouverture du canal papillaire. Là se trouve un vaisseau important, la *veine palléale transverse*, qui amène le sang du rein à la branchie (voir plus loin, V^e partie, ch. III). Ce vaisseau reçoit et donne plusieurs branches transversales. Or, sur ces vaisseaux sont développées de nombreuses cellules mucipares, si bien que la région en question, dans sa totalité, est glandulaire. C'est la première apparition d'une glande à mucus fonctionnelle. La différenciation est faible dans le *Trochus cinerarius*, elle l'est davantage dans le *Trochus ziziphinus* (fig. 82), et surtout dans le *Monodonta monodon* (fig. 81).

Nous dirons plus loin (V^e partie, ch. III) quelques mots de l'intéressante famille des *Stomatellidés*, voisine de la précédente.

d. *Turbonidés*. — Chez les *Turbo* (*T. rugosus*, *T. princeps*, *T. niger*), nous sommes en présence d'une glande très nettement différenciée. C'est la glande hypobranchiale de B. Haller. Elle se présente sous la forme de plis longitudinaux, recouverts d'un épithélium élevé, qui tranche nettement et sans transition avec celui des parties environnantes (fig. 83).

Cette glande est surtout développée à gauche du rectum, entre celui-ci et la branchie, mais elle existe aussi à droite : c'est cette dernière portion qui a été prise par Jhering pour une branchie rudimentaire. Rien n'autorise, à mon avis, cette manière de voir : il n'y a pas de différence entre les deux portions de la glande à mucus ; l'épithelium y offre toujours une alternance remarquable entre les cellules ciliées et les cellules sécrétrices, qui sont abondantes et disposées avec une parfaite régularité. Cette glande est coupée obliquement par la veine transverse et irriguée par ses diverses branches.

e. *Haliotis*. — M. Wegmann (*55*) consacre quelques pages à l'étude de la glande à mucus de l'Haliotide. Il reconnaît l'existence d'une seule couche de cellules, sans d'ailleurs se préoccuper de comparer sa description à celle que M. de Lacaze-Duthiers a donnée pour la Purpura. Mais il décrit toutes les cellules comme ciliées, et méconnaît ainsi la distinction entre les cellules ciliées et les cellules sécrétrices. Il observe exactement la déchirure des cellules, mais confond ce phénomène avec celui de l'étranglement des cellules ciliées : de là résulte dans sa description une certaine confusion. Il n'a « jamais trouvé de noyau dans ces cellules ». Ce noyau est au contraire parfaitement net, et on le voit sans coloration dans les cellules ouvertes. Pour lui, la sécrétion résulte de la destruction du tissu.

L'observation directe est assez peu commode, les lamelles étant très épaissies et l'épithélium très haut. Au contraire, les coupes sont très instructives. On sait que la glande est formée des plis longitudinaux situés de part et d'autre du rectum (fig. 80). Dans la portion antérieure, les plis sont très élevés et très réguliers. J'ai fait des coupes perpendiculaires à la direction de ces plis. Les cellules sont beaucoup plus longues au fond des vallées formées par les lamelles qu'au sommet de ces dernières. Vers le fond elles ont environ 260 μ de long sur 20 de large ; vers le sommet 80 μ de long sur 20 μ. On voit que dans ce dernier cas elles ont une forme plus

ramassée, plus globuleuse. Les noyaux vers le fond sont disposés pour la plupart avec régularité près de la base; quelques-uns arrivent cependant vers le milieu de la longueur. Les cellules apparaissent dans cette région presque toutes pleines de mucus et fermées; un grand nombre de celles qui tapissent le sommet des lamelles sont au contraire ouvertes et dépourvues de mucus. Si la préparation a été faite rapidement, *toutes ont gardé leur protoplasma et leur noyau.*

Le fait le plus important est la distribution des cellules ciliées. Vers le fond, une coupe bien normale nous montre successivement une cellule ciliée et une cellule mucipare alternant avec une grande régularité; le noyau des premières est très allongé et se présente à tous les niveaux, mais surtout vers le milieu. Une coupe transversale ou oblique nous montre pour les cellules mucipares des sections polygonales telles que fréquemment les cellules soient contiguës; parfois cependant elles laissent des méats qui s'observent aussi sur les coupes longitudinales. Çà et là, entre les cellules mucipares, s'observent les corps des cellules ciliées presque toujours isolées. Au contraire, vers le sommet, les derniers éléments sont beaucoup plus abondants que les autres, et par suite groupés en faisceaux importants; il est facile de trouver des amas en comprenant une vingtaine, avec des noyaux disposés depuis la base jusqu'au plateau. De distance en distance on aperçoit un nerf qui pénètre dans l'épithélium, et des *cellules neuro-épithéliales* sont mêlées aux cellules ciliées. Elles sont, à vrai dire, moins abondantes que dans la Pourpre ou le Vermet : leur existence est cependant certaine. Elles sont localisées uniquement dans le voisinage du sommet des lamelles.

Quant au tissu conjonctif, il est peu intéressant; il est surtout formé de cellules de Leydig qui circonscrivent d'immenses espaces sanguins mal délimités. La membrane de soutien est large, irrégulière, contient des muscles nombreux, et ne présente pas l'épaississement ou les plis caractéristiques des organes respiratoires. *Pas de fibres musculaires transverses.*

En résumé, chez les Diotocardes, tantôt la glande à mucus n'est pas différenciée, au point de vue morphologique et histologique (Fissurelle, Trochus, Néritidés), tantôt au contraire elle atteint un degré de complication au moins égal à celui qui reste chez la Purpura (Haliotis, Turbo).

§ 2. — Patellidés.

Dans tout ce groupe la glande à mucus n'est pas différenciée. Qu'il existe une branchie, comme chez les Tectures, ou que cet organe fasse défaut, comme chez les Patelles et les Lottia, le plafond de la cavité palléale ne contient pas plus de cellules glandulaires que le tégument de la tête ou les replis latéraux du manteau. Il est donc inutile d'insister sur ces animaux, et nous pouvons examiner maintenant les Monotocardes.

§ 3. — Paludine.

Si nous ouvrons le manteau d'une Paludine vivante, nous serons frappés de voir quelle petite quantité de mucus on trouve dans la cavité palléale. Les parties plus particulièrement mucipares sont la branchie et l'épithélium qui recouvre le rectum. Quant au large espace qui s'étend entre ces deux organes et qui correspond morphologiquement à la glande à mucus des Monotocardes, il est tapissé par un épithélium aussi plat que celui de la branchie, et présente des cellules sécrétrices relativement rares, jamais associées aux groupes importants. Au contraire, ce sont les cellules ciliées qui forment parfois des amas étendus entre deux cellules sécrétrices voisines. Ainsi la région médiane du plafond de la cavité palléale n'offre pas encore les caractères d'une glande différenciée.

Cependant une petite portion de ce large espace mérite d'attirer notre attention d'une manière toute spéciale : c'est un long bourrelet immédiatement adjacent à la branchie et recouvert par les lamelles, fort allongées et recourbées, de

cet organe. Il est parfaitement séparé de la région voisine (fig. 61, *B m*). Sa largeur est constante et égale à 1 millimètre environ. Il présente de légers plissements transversaux à intervalles assez réguliers, et s'étend exactement tout le long de la branchie, depuis le cœur jusqu'au bord du manteau. Enlevons l'épithélium avec un pinceau, après l'action des réactifs dissociants; il ne reste plus qu'un repli de la membrane propre du manteau, repli peu accentué, mais cependant très visible qui se trouve le long du bord droit (gauche sur la figure 62) du bourrelet. Une coupe transversale montre que le bourrelet est constitué par un épithélium très élevé, et qu'il recouvre presque exactement le vaisseau afférent qui accompagne la branchie d'un bout à l'autre. Ce vaisseau n'est pas exactement contigu à la branchie, il en est séparé par une bande à peu près de même largeur où se voient les canaux transversaux, disposés régulièrement, qui mènent le sang du vaisseau afférent à chacune des lamelles branchiales. Or, dans cet étroit espace, la hauteur de l'épithélium diminue rapidement et le bourrelet s'atténue dès qu'il cesse de recouvrir le vaisseau afférent (fig. 62).

En étudiant l'épithélium du bourrelet, je me suis trouvé en présence de difficultés d'interprétation sérieuses; l'aspect de l'épithélium diffère en effet sensiblement de tout ce que nous avons vu jusqu'ici.

Malgré l'épaisseur considérable du bourrelet, il n'y a là qu'un seul rang de cellules, c'est-à-dire que toutes les cellules s'insèrent sur la membrane basilaire, elles n'atteignent pas toutes la surface libre; mais cela est vrai pour l'immense majorité d'entre elles. Les noyaux dans une vue d'ensemble paraissent disposés à tous les niveaux, comme nous l'avons observé dans un grand nombre de cas; cependant on peut remarquer à cet égard des différences entre les diverses parties du bourrelet. Tout le long du bord droit qui fait saillie sur le reste du manteau, on trouve principalement des noyaux périphériques, serrés les uns contre les autres

à une petite distance des plateaux ; mais il en existe un grand nombre à toutes les hauteurs : ils sont tous ovoïdes et fortement granuleux. Vers le milieu de l'organe, les noyaux situés dans la région moyenne deviennent de plus en plus rares, ils ne sont plus ovoïdes et finement granuleux, mais sphériques et pourvus d'un fort nucléole ; cette variété de noyau est surtout abondante vers la base de l'épithélium. Sur le bord se pressent au contraire les noyaux ovoïdes disposés seulement sur deux ou trois rangs. D'après ce que nous savons, il est presque évident que nous sommes encore en présence des deux variétés fondamentales d'éléments épithéliaux : cellules ciliées et cellules sécrétrices. Mais nulle part la distinction n'est aussi difficile à établir que dans le cas présent : les cellules sont tellement allongées, que sur une même coupe il est rare qu'on puisse suivre un élément dans toute sa longueur.

Il nous reste donc à recourir aux dissociations. J'ai étudié successivement des organes fixés rapidement avant que la sécrétion fût abondante, et d'autres où j'ai laissé la production du mucus se faire sous l'action de l'eau sur un manteau détaché de l'animal. Dans les deux cas les cellules se séparent admirablement sous l'action du réactif acide déjà indiqué, prolongée pendant un quart d'heure.

J'ai observé tout d'abord toutes les formes possibles de cellules ciliées, avec les noyaux situés à tous les niveaux ; j'ai indiqué seulement quelques-unes des formes extrêmes (fig. 62, *b*) : le filet d'attache est toujours grêle, presque sans aucune exception.

Il est utile de remarquer la ressemblance apparente de quelques-unes de ces cellules avec des éléments neuro-épithéliaux ; les cellules figurées en β, γ et δ pourraient dans bien des cas passer pour des terminaisons nerveuses, surtout la dernière dans laquelle le noyau occupe la presque totalité du corps cellulaire. Une différence essentielle peut cependant permettre de trancher la question : sur les coupes bien colorées faites sur des animaux fixés rapidement, il

est impossible d'apercevoir la coloration rouge vif que le picro-carmin communique toujours aux têtes des cellules de Flemming. Je crois donc pouvoir affirmer qu'il n'existe pas là de cellules neuro-épithéliales. Une autre preuve est tirée du fait qu'il m'a été impossible de retrouver dans cette région la moindre trace du système nerveux. Il n'existe pas en effet de faisceau nerveux ayant un diamètre appréciable, et les cellules ganglionnaires, si elles existent, doivent être très rares, disséminées dans le tissu conjonctif et reliées par de grêles filets. Dans de telles conditions, je crois pouvoir affirmer que *l'appareil neuro-épithélial n'existe pas ou bien est extrêmement réduit dans le bourrelet cilié de la Paludine.*

Les dissociations faites sur un organe frais nous montrent un très petit nombre de ces cellules caliciformes fortement gonflées, à réactions si spéciales que nous avons rencontrées partout; mais les coupes faites dans les mêmes conditions permettent d'apercevoir de distance en distance d'étroites et nombreuses interruptions à la série des plateaux; ce sont les cols, longs et grêles, des cellules à noyau sphérique, basilaire ou médian, qui constituent à mon avis les *éléments sécréteurs.*

Isolées, elles apparaissent avec des formes variables mais se ramenant toutes au même type : un corps cellulaire cylindrique et allongé; un col étroit, au sommet duquel on aperçoit souvent un petit trou ou une goutte de mucus; un pédoncule grêle, qui peut manquer dans le cas où la cellule s'attache à la membrane de *soutien* par une large base ou des insertions multiples (fig. 62, *a*).

Si nous nous adressons à un animal débarrassé depuis quelques instants de sa coquille, chez lequel par conséquent la sécrétion du mucus ait été portée à son maximum, en examinant la surface du bourrelet nous y trouverons un assez grand nombre de globules volumineux de mucus encore adhérents à la surface. La dissociation des cellules qui se fait même sans l'action des réactifs montre avec la dernière évidence comment sont sécrétés les globules en question :

les cellules mucipares, dans le cas présent, ont été le siège d'un gonflement considérable dans leur partie distale : une déchirure irrégulière s'est produite sous l'action de la poussée extérieure, et a détaché tantôt une calotte située obliquement ou normalement, tantôt le sommet entier de l'élément. En examinant les éléments ainsi déchirés avec un fort grossissement, on s'aperçoit que la plus grande partie du protoplasma est restée dans la cellule. Donc le fonctionnement de ces éléments glandulaires ne diffère de ce que nous avons vu jusqu'ici par aucun caractère fondamental.

La différence si frappante entre l'aspect du bourrelet cilié et une glande à mucus ordinaire vient de ce que, en temps normal, la sécrétion est extrêmement lente et réduite et intéresse une faible partie de l'élément. Sous l'influence de la pénétration de l'eau, les éléments gonflent et reprennent l'aspect et les propriétés que nous avons observés dans les cas analogues.

Ainsi, considéré au point de vue de l'épithélium, le bourrelet cilié de la Paludine ne diffère pas essentiellement d'une glande à mucus à longs éléments, où les cellules neuro-épithéliales feraient défaut.

Je n'aurais pas à m'arrêter à la description du tissu conjonctif de ce bourrelet, si un problème d'une nature toute nouvelle n'avait pas été soulevé récemment au sujet d'un organe que je ne crois pas différent de celui que je décris en ce moment. Dans une note préliminaire relative à l'*étude du sang dans la série animale*, M. Cuénot (62) appelle *glandes lymphatiques* les organes formateurs de globules sanguins et déclare que « chez les Mollusques les glandes lymphatiques sont placées *en général* dans le voisinage de l'appareil respiratoire comme chez les Crustacés décapodes.... Chez les Gastéropodes, la glande varie beaucoup de position et de rapports ; chez la *Paludina vivipara*, c'est une petite glande allongée, située le long de la branchie vers sa base et débouchant dans le vaisseau veineux branchial ; l'albuminoïde

du sang est d'un bleu verdâtre. » Sans avoir la prétention de juger un travail aussi général que celui qu'annonce M. Cuénot d'après un résumé aussi succinct, je ne puis m'empêcher de regretter que l'auteur n'indique pas en quelques mots à quoi il reconnaît qu'un organe est un organe lymphatique. D'autre part, la glande qu'il signale chez la Paludine ne peut être évidemment que le bourrelet que je viens de décrire ; un examen attentif ne m'a pas permis de reconnaître l'existence d'un autre organe auquel puisse s'appliquer la courte description de M. Cuénot. Or rien ne m'autorise à supposer qu'il se forme des globules dans le vaisseau qui surmonte la glande que je viens de décrire.

Le vaisseau branchial est une vaste lacune largement béante, comprise entre les deux lames du manteau ; la lame interne, qui supporte le haut épithélium glandulaire, est extrêmement mince, pauvre en fibres musculaires ; la lame externe, au contraire, plus épaisse, présente un très grand nombre de fibres obliques. Dans les deux lames se voient les petits noyaux parsemés au milieu de la substance fondamentale homogène, et il est impossible dans le cas présent de démêler quelle est la forme des cellules auxquelles ils appartiennent. Ils se colorent en rouge bien plus fortement que ceux des cellules épithéliales et s'en distinguent facilement.

Les noyaux sont situés à toutes les profondeurs, et, quand on en trouve sur le bord de la paroi, la substance homogène fait légèrement saillie tout autour sans qu'il soit possible de distinguer un élément anatomique susceptible de se détacher.

La saillie si marquée que forme la lame palléale interne et que j'ai figurée en coupe (fig. 62) est constituée par un épaississement notable du tissu conjonctif, laissant à son intérieur un canal longitudinal qui n'est encore qu'une lacune sanguine.

Les parois de ce canal présentent un grand nombre de fibres musculaires et quelques noyaux de nature conjonctive. Une lame d'épaisseur variable, peu riche en éléments musculaires, sépare ce canal du grand vaisseau afférent adja-

cent : cette lame est interrompue irrégulièrement et laisse la communication s'établir. Très probablement, c'est là qu'il faut chercher la *petite glande* dont le contenu d'après M. Cuénot se déverserait dans le torrent circulatoire. *Or, je n'ai pas réussi à trouver le long de ce canal le moindre élément* susceptible d'être considéré comme pouvant se transformer en globules du sang, comme le veut M. Cuénot : il n'y a aucune différence à cet égard entre lui et toute autre lacune sanguine. C'est tout simplement une cavité irrégulière creusée dans une masse du tissu conjonctif lamineux que j'ai déjà étudié et sur lequel je reviendrai. Il va sans dire d'ailleurs qu'on y trouve quelques globules sanguins, aussi bien que dans le vaisseau branchial lui-même.

Il resterait à déterminer la nature morphologique et le rôle du bourrelet sur lequel j'ai été obligé d'insister si longuement. Au point de vue de l'*homologie*, sa place ne permet pas de le considérer comme autre chose qu'une partie différenciée de la glande à mucus, et il n'est pas inutile de rappeler à ce propos que dans les Trochidés nous avons déjà assisté à un commencement de différenciation du manteau au *niveau du vaisseau branchial afférent* : cette différenciation atteint ici un degré qui ne sera réalisé de nouveau dans aucun autre cas. Quant au rôle de l'épithélium, il est tout indiqué par la nature même des éléments. La sécrétion glandulaire ne doit occuper que le second rang ; le développement si anormal dans les dimensions de l'épithélium me semble plutôt en relation avec la situation du bourrelet sous la gouttière formée par l'ensemble des feuillets branchiaux, qui, on le sait, sont longs et recourbés ; par suite, l'établissement d'un vif courant ciliaire dans cette gouttière peut favoriser la respiration et en même temps la diffusion du mucus produit en abondance sur les lamelles branchiales elles-mêmes. Cette interprétation me paraît suffisante pour expliquer la localisation si remarquable des grands éléments épithéliaux qui, dans les Prosobranches élevés, occupant tout le plafond de la cavité palléale.

J'ajouterai enfin que deux Paludines exotiques que j'ai choisies aussi différentes que possible par leur coquille de notre *Vivipara trifasciata*, à savoir *P. cynthia* et *P. speciosa*, possèdent un bourrelet cilié identique à celui que je viens de décrire.

§ 4. — Ténioglosses en général.

a. *Valvée*. L'espace correspondant morphologiquement à la glande à mucus n'existe pas, comme on l'a déjà vu, chez la Valvée. Le rectum en effet côtoie de très près les organes rénaux qui arrivent en avant jusqu'à la branchie, et il passe exactement à côté du point d'insertion de celle-ci du côté afférent (vers la droite), il n'y a donc pas de région inoccupée sur toute l'étendue du manteau, excepté en avant de la ligne d'insertion de la branchie ; c'est là d'ailleurs que les cellules sécrétrices sont le mieux développées : la région mucipare est donc ici reportée le long du bord antérieur du manteau. On se souvient que cette même région était également sécrétrice chez le Trochus.

Avec la Paludine et la Valvée, nous aurons examiné les seuls cas exceptionnels : nulle part en effet nous ne retrouverons une bandelette longitudinale différenciée, et nulle part non plus il n'y a contiguïté entre le rectum et la branchie. Nous allons donc pouvoir présenter très rapidement un examen des divers degrés de différenciation, au point de vue sécrétoire, de la région qui nous occupe chez les principaux Ténioglosses.

b. *Rostrifères*. Chez les genres *Littorina* et *Rissoa*, la glande à mucus est un espace large et allongé, assez faiblement glandulaire, traversé de vaisseaux saillants, mais non pourvue de replis distincts.

Dans la *Bithynie* elle se réduit à une faible région triangulaire en avant de la cavité palléale; chez le *Planaxis* au contraire elle est élargie en arrière et pourvue de replis. (Je suis tout à fait convaincu de l'opinion émise par Bouvier, comme quoi le Planaxis est issu des Littorinidés; mais il en

diffère par la longueur de son organe de Spengel, recourbé en crochet en avant et assez semblable à celui des Vermet ou des Chénopus.)

Dans la *Calyptræa*, c'est un espace étroit, très fortement mucipare, complètement recouvert par les feuillets de la branchie, démesurément allongés et compris entre l'ouverture de celle-ci et le rein, qui s'avance très en avant.

Le *Vermetus gigas* et la *Melania tuberculata*, la *Rostellaria curvirostra* et plusieurs *Strombus* sont dépourvus de feuillet. La glande à mucus du Vermet est extrêmement riche en éléments nerveux : les cellules glandulaires y sont courtes, grosses et se prêtent admirablement à l'étude après fixation rapide.

Au contraire, le *Chenopus pes carbonis*, le *Cerithium vulgatum* ont une glande à mucus plissée et fortement sécrétrice. Chez le *Terebellum*, existe une région mucipare très nettement délimitée par une sorte de petite muraille qui en fait tout le tour ; elle est de forme ovale, mais pointue en avant et en arrière, isolée dans le vaste espace qui sépare la branchie du rectum et qui n'est pas sécréteur. Cette petite glande à mucus, bien distincte du reste du manteau, est sillonnée de petites lames verticales assez rapprochées, anastomosées de manière à former un véritable réseau ; mais la direction générale de la plupart des replis est transversale. Dans les animaux conservés, cette région est pleine d'un mucus dont on se débarrasse facilement par un fort courant d'eau. Une semblable localisation de la sécrétion du mucus est un fait exceptionnel chez les Ténioglosses.

Nous en verrons au contraire d'autres exemples dans la série des Rachiglosses.

c. *Semi-proboscidifères*. La *Natice* et la *Lamellaire* sécrètent peu de mucus par leur manteau ; le *Sigaret* au contraire a une glande à mucus plus importante, avec des replis transversaux parallèles.

d. *Proboscidifères Siphonostomes*. On ne trouve pas de feuillets dans les genres *Cassidaria*, *Cassis*, *Dolium* : il en

existe au contraire dans les genres *Triton* et *Ranella*. D'ailleurs, dans les deux cas, la sécrétion du mucus est abondante. Les cellules mucipares de la Ranelle sont les éléments épithéliaux les plus longs que j'aie jamais vus : après dissociation, on les voit facilement à l'œil nu.

Souvent la glande est assez bien limitée en avant par un léger bourrelet oblique allant de la pointe de la branchie à l'anus.

Il faudrait placer ici le genre *Pyrula*, que l'on s'accorde généralement à considérer comme voisin des Dolium. Mais sa glande à mucus est exactement une glande de Volute; il est intéressant d'autre part de rappeler ce que Bouvier a démontré pour cet animal : c'est incontestablement un type de transition entre les Rachiglosses et les Ténioglosses, et son système nerveux, en particulier, est un système nerveux de Volute (p. 191).

Chez les Ténioglosses dépourvus de branchie (*Helicina*, *Cyclophorus*, *Cyclostoma*), le plafond de la cavité palléale est faiblement mucipare : il est sillonné de nombreux sinus. C'est la seule particularité que présente cette région, qui remplit, comme on sait, le rôle respiratoire et qu'on appelle ordinairement le *poumon*.

§ 5. — Rachiglosses.

Ce groupe va nous présenter tous les degrés de différenciation; mais la sécrétion est toujours très abondante.

On connaît la glande à mucus de la *Purpura lapillus*, on sait qu'elle est dépourvue de replis transversaux : il en est de même pour celles du *Murex erinaceus* et de divers *Fusus*.

Le *Buccinum undatum* présente de grands replis, très épais, intéressant toute la largeur de la glande, moins hauts seulement en avant et en arrière. Mais dans la *Harpa ventricosa* la région sécrétrice devient bien plus nettement délimitée; la branchie décrit un coude très prononcé vers la droite, tandis que la glande à mucus, caractérisée par de larges feuillets assez écartés, forme une bande de largeur constante

parallèle au rectum : il en résulte la formation d'un large espace triangulaire, dont la base comprend tout le bord antérieur du manteau ; cette région n'est pas mucipare. En arrière la glande à mucus se termine brusquement par un repli qui la sépare du rein; le cœur est bien en arrière.

Dans la *Fasciolaria tulipa* on trouve de nombreuses petites lames formant un réseau qui s'étend en arrière jusqu'au fond de la cavité palléale, mais qui est brusquement limité en avant par un bourrelet transversal allant de la branchie à l'anus. Là encore la partie antérieure du manteau n'est pas sécrétrice.

La *Voluta scapha* est à peu près intermédiaire : la glande est nettement limitée en avant et en arrière; les feuillets transversaux sont de moyenne grandeur et réunis par des replis plus petits.

Enfin dans l'*Olive* la localisation atteint un degré beaucoup plus marqué : la glande est petite, isolée, pointue aux deux bouts, et sillonnée de nombreux feuillets; elle est semblable en un mot à celle des Terebellum.

§ 6. — Résumé.

Tout ce qui précède peut être facilement résumé en quelques mots. La glande à mucus n'est, dans les groupes inférieurs que le plafond même de la cavité palléale devenue plus ou moins sécrétrice.

Ce stade simple se trouve d'ailleurs représenté dans tous les groupes. Chez les Siphonostomes Ténioglosses et Rachiglosses apparaissent des replis destinés à augmenter la surface sécrétante; enfin, chez quelques Ténioglosses, mais surtout chez les Rachiglosses, la glande se localise, prend une forme plus déterminée, en même temps que les feuillets deviennent plus nombreux. D'ailleurs des genres voisins présentent à cet égard des différences sensibles et c'est seulement d'une manière vague et générale que la différenciation progressive de la glande à mucus s'accorde avec celle des organes plus importants.

CHAPITRE IV

LES GLANDES MUCIPARES CHEZ LES GASTÉROPODES.

Ce qui nous a principalement préoccupé, dans tout le cours de cette IV[e] partie, c'est le mécanisme de la formation du mucus dans une partie du manteau qui est souvent affectée d'une manière toute spéciale à cette fonction importante dans la vie des Gastéropodes. Mais dans les chapitres précédents nous avons pu voir que les éléments mucipares se rencontraient un peu partout dans le manteau ; et d'ailleurs on sait depuis longtemps qu'ils existent chez les Mollusques, dans toutes les parties de l'épithélium tégumentaire. Il y a lieu de se demander si la sécrétion du mucus se fait toujours suivant les mêmes lois, dans les divers groupes de Mollusques et dans les diverses parties d'un même mollusque ; j'examinerai en détail cette question dans un travail actuellement presque terminé et qui paraîtra prochainement dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* ; et je donnerai à ce propos un historique aussi complet que possible de la question : les faits que je viens d'exposer plus haut diffèrent comme on le verra de ceux qu'on peut observer dans d'autres cas ; je tiens donc à insister sur ce que j'ai constaté moi-même ces différences et que, par suite, les résultats obtenus par divers auteurs ne viennent pas infirmer ceux que j'ai résumés précédemment.

Nous avons vu que les feuillets de la branchie et de la fausse branchie étaient aptes à sécréter du mucus : le bord efférent des lamelles branchiales, et le bord afférent du support branchial chez les Diotocardes possèdent cette propriété à un degré remarquable.

Partout l'épithélium n'a qu'une couche de cellules, et les éléments mucipares sont des cellules *épithéliales* très nettement différenciées. Leur noyau est rond et basilaire, leur protoplasma est restreint. Le contenu est granuleux ou hya-

lin suivant le stade examiné ; le sommet est arrondi ou perforé ; la cellule peut être vide de mucus et continuer à vivre ; elle n'est jamais ciliée, et ne s'enfonce jamais dans le tissu sous-jacent ; enfin deux cellules sécrétrices ne sont jamais contiguës, et ne se fusionnent jamais.

Des cellules mucipares ainsi définies ont été trouvées par divers zoologistes, qui les ont décrites avec des différences sur lesquelles j'insisterai ailleurs, mais qui ne sont pas fondamentales. Citons seulement les noms de F. E. Schultze, Stohr, Schifferdecker, List, Ranvier, etc., parmi ceux des zoologistes qui les ont décrits chez les Vertébrés. Flemming les a revus chez *Mytilus* ainsi que Drost dans *Cardium* et Rawitz chez divers Acéphales, Bela Haller dans la cavité buccale des Rhipidoglosses. Mais ces éléments ne sont pas les seuls capables de sécréter le mucus. Semper a décrit le premier (1856), dans les téguments des Pulmonés, des glandes *multinucléées* qui s'enfoncent dans la peau : Leydig, (1856) les revit aussi, de même que Vogt et Yung (1888) ; Drost les décrit dans le manteau du Cardium, Rawitz les décrit concurremment aux « Becherzellen » dans *Ostrea*, *Lucina*, etc. Les glandes pédieuses ont aussi attiré l'attention, mais l'explication de la sécrétion du mucus dans ces organes n'est pas encore donnée ; Semper et Leydig décrivent des cellules à canal excréteur ; Sochaczewer (1831) conteste l'existence de ce canal, Sarasin l'affirme de nouveau (1883) et J. Carrière (1881) dit que les unes sont fermées, les autres ont un canal sécréteur. Houssay (1884) ne voit pas ce canal et décrit partout les cellules comme fermées. En résumé, on a décrit quatre sortes de cellules mucipares :

A. Cellules épithéliales isolées ;

B. Glandes dermiques ;

a) Pluricellulaires, ouvertes ;

b) Monocellulaires, ouvertes ;

c) Monocellulaires, fermées.

Bien des questions restent d'ailleurs à résoudre sur la théorie de la sécrétion. J'ai dû faire moi-même quelques

recherches sur des organes variés, avec des procédés identiques, pour obtenir des résultats comparables. Voici à quoi je suis arrivé jusqu'ici.

A. Glande pédieuse de *Nassa mutabilis*. Il n'y a pas de cellules caliciformes ; les cellules sont en amas très épais et elles s'ouvrent les unes dans les autres par résorption de membrane, de sorte qu'on a un complexe plurinucléé avec des réseaux protoplasmiques unissant les divers noyaux ; la glande s'ouvre au dehors par des interstices entre les cellules ciliées.

B. Glande pédieuse de *Valvata piscinalis*. La description précédente s'applique, avec cette différence que les membranes latérales subsistent et les cellules sont associées de manière à former des sortes d'acini séparés par des lames conjonctives. Il y a des canaux excréteurs, bien entendu non tapissés d'épithélium.

C. Bord du manteau de *Bulla hydatis*. Il existe d'énormes glandes mucipares unicellulaires, dehicentes, contournées, s'enfonçant profondément dans les tissus ; rarement deux ou trois cellules ont un canal sécréteur commun (fig. 64).

D. Bord du manteau du *Planorbis corneus*. Même remarque ; il y a de nombreuses cellules non déhiscentes ; tout semble prouver qu'elles finissent par s'ouvrir pour fonctionner.

Il est donc certain qu'il y a des éléments glandulaires dermiques très différents des cellules glandulaires épidermiques : tous ces éléments s'ouvrent à l'extérieur, qu'ils soient ou non isolés : dans tous le protoplasma subsiste après l'acte sécrétoire, qui nous apparaît ainsi définitivement comme lié, non pas à la mort et à la fonte de la cellule, mais à son activité fonctionnelle.

Je me propose de chercher à élucider en particulier une question importante : les cellules glandulaires dermiques sont-elles les mêmes que les cellules muqueuses fermées du tissu conjonctif (*Scheimzellen*) que divers auteurs ont décrites? En tous cas, dans le manteau, il n'y a pas d'autres éléments mucipares que les cellules épithéliales (*Becherzellen*). C'est là le fait principal que je tiens actuellement à signaler.

CINQUIÈME PARTIE

COMPARAISONS HISTOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES

CHAPITRE PREMIER

CELLULES NEURO-ÉPITHÉLIALES CHEZ LES GASTÉROPODES ET LES ACÉPHALES.

La dernière partie de ce travail a pour objet des comparaisons qui s'appuient sur les faits acquis par l'examen de tous les organes palléaux. La signification physiologique des terminaisons nerveuses et le rôle des organes qui les contiennent peuvent être discutés maintenant que nous avons signalé partout la présence de ces éléments. Il en est de même pour ce qui concerne la question des lacunes, qui est intimement liée à la connaissance des éléments conjonctifs ; enfin l'étude topographique de l'appareil circulatoire palléal trouve tout naturellement sa place à la fin de ces recherches.

L'histoire détaillée de la découverte des *cellules neuro-épithéliales* des Mollusques ne manque pas d'intérêt, mais elle présente une grande complication : je la renvoie donc à un ouvrage ultérieur, comme je l'ai fait pour les glandes mucipares et je me bornerai à un exposé très sommaire.

Les cellules neuro-épithéliales ont été décrites fréquemment chez les Mollusques. Elles furent découvertes en 1857 par Leydig chez la Limnée et par Claparède chez la Néridine. Un peu plus tard Fr. Boll les revit chez divers Mollusques; mais les descriptions de ces auteurs étaient incomplètes ou inexactes; Flemming, la même année (1869), les étudia sur le manteau des Acéphales avec une grande précision, et en décrivit les formes diverses (cellules en pinceau,

cellules columnaires). Il découvrit ensuite leur relation avec les nerfs et démontra ainsi leur rôle sensoriel. Ces deux mémoires de Flemming ont servi de point de départ à toutes les recherches faites dans le même ordre d'idées : il est donc juste de conserver à ces éléments le nom de *cellules de Flemming*, qui leur a été donné en Allemagne.

Les cellules neuro-épithéliales ont été décrites sous des formes plus ou moins variées dans les organes suivants :

a) *Tentacules céphaliques, palléaux et épipodiaux* des Pulmonés (Flemming, Simroth).

b) *Organes latéraux* de la collerette des Rhipidoglosses (B. Haller).

c) *Bord du manteau des Acéphales* (Meyer et Möbius [1872], Drost [*Cardium*] et surtout Rawitz).

d) *Glandes pédieuses* (Sochaczewer).

La présence de ces éléments dans les glandes pédieuses est contestée par Sarasin ; Carrière, Houssay et Garnault ne se prononcent pas sur la question.

e) *Cavité buccale des Gastéropodes.* Semper (1857) découvre dans les Pulmonés un organe spécial, formé de lamelles, qu'on appelle l'*organe de Semper.*

Leydig (1876), Simroth (1876), Sochaczewer (1881), Sarasin (1883), ont repris l'étude de cet organe et y ont vu les terminaisons nerveuses.

B. Haller décrit dans la cavité buccale des Rhipidoglosses des *coupes gustatives.*

f) *Organes palléaux.* — Spengel dit qu'il existe des terminaisons nerveuses dans l'organe qui porte son nom. Je les ai moi-même vues et décrites dans les organes palléaux, où elles sont plus ou moins nombreuses.

1° *Organe de Spengel :* c'est là qu'elles dominent; particulièrement quand l'organe est fortement différencié. Il existe un réseau nerveux interépithélial.

2° *Feuillets branchiaux :* bord afférent. Réseau nerveux interépithélial très net.

3° *Glande à mucus*, dans certains cas.

4° *Bord du manteau.*

Diverses questions se sont posées à propos de ces terminaisons nerveuses : quel rôle doit-on attribuer aux organes qui en sont pourvus? faut-il conclure de la *forme* des terminaisons nerveuses au *rôle* de l'organe? S'il en est ainsi, les différences que l'on observe entre les cellules sont-elles suffisantes pour permettre d'établir une répartition des fonctions? Pour discuter à fond ces problèmes délicats, il faudrait s'appuyer sur un exposé détaillé de l'historique de la question : c'est ce que je ferai ailleurs. Mais actuellement je crois pouvoir, pour ce qui concerne le manteau, tirer quelques conclusions de la comparaison de mes recherches avec celles de mes prédécesseurs.

Deux sortes de terminaisons nerveuses ont été décrites chez les Acéphales et les Gastéropodes dans les organes qu'on peut appeler, avec Simroth, organes sensoriels inférieurs (c'est-à-dire tous, sauf les yeux et les otocystes). Ces deux sortes d'éléments sont :

1° Des cellules volumineuses, *à soies*, à large plateau (Flemming, Acéphales) ;

2° Des cellules allongées, à corps renflé occupé tout entier par le noyau, avec une tête et un col plus ou moins distincts, avec ou sans soies.

La première variété n'existe pas à coup sûr dans les organes palléaux des Prosobranches ; cependant, sur quelques points (lamelles palléales de la Patelle, branchie de la Bulle et du Gastroptéron, organe de Spengel du Dolium), il y a des cellules très volumineuses, à gros noyaux ; mais elles sont munies de *cils* et non de soies ; leur détermination, comme cellules neuro-épithéliales, me semble tout à fait improbable.

Reste donc la seconde sorte d'éléments, qui est répandue partout. Elle est susceptible de nombreuses variations. Or, l'historique que l'on vient de lire a pour but, en définitive, de nous permettre de répondre à cette question : *les différences que l'on observe dans les cellules allongées sont-*

elles spécifiques, si l'on peut s'exprimer ainsi? En d'autres termes, les terminaisons nerveuses de l'organe de Spengel, de l'organe de Lacaze-Duthiers des tentacules, du bord du manteau, des organes glandulaires, des organes latéraux (B. Haller) diffèrent-elles par des caractères de structure ou de groupement qui permettent de les distinguer et de leur attribuer des rôles variés? A cette question, je crois pouvoir répondre *négativement*.

Telle n'est pas, on le sait, l'opinion de Flemming; examinant principalement les cas extrêmes et s'adressant aux organes les plus différenciés, il avait cru trouver des différences importantes. Or, nous connaissons mieux aujourd'hui les organes sensoriels inférieurs qu'à l'époque où Flemming écrivait ses premiers mémoires; quelques-uns d'entre eux, comme l'organe de Spengel, nous offrent côte à côte, sur le même point, des éléments offrant tous les aspects précédemment décrits par Flemming, avec les transitions les plus ménagées; ainsi le col de la cellule peut être long et grêle, faire défaut et être remplacé par une sorte de bâtonnet ou de lamelle; il peut y avoir une tête très bombée ou très fine, le noyau peut être plus ou moins granuleux, etc. Rawitz nous a même fait connaître que chez les Acéphales, des cellules semblables pouvaient avoir un filet nerveux distinct ou non du filament d'attache. L'aspect des cellules si bien décrites par Flemming dans les papilles tactiles des tentacules chez les Diotocardes est identique à celui des éléments absolument sensoriels des organes de Spengel chez les mêmes animaux. J'espère avoir d'ailleurs démontré ce point dans tout le cours de ce mémoire.

A défaut de la *forme* des éléments, leur disposition nous donnera-t-elle des résultats plus nets dans le sens de la différenciation des organes? Cela me semble probable pour certains cas, mais seulement dans une certaine mesure. A ce point de vue, les papilles des tentacules épipodiaux méritent une mention spéciale; il ne s'agit plus là de régions douées d'une sensibilité plus ou moins vague, mais de corpus-

cules très différenciés, doués d'une grande délicatesse (1). Ce fait, évident d'après leur structure, se confirme par l'observation des tentacules sur l'animal vivant. Toujours sortis, toujours en mouvement, ils explorent avec activité les régions environnantes et se contractent au moindre choc. Leur rôle tactile n'est pas douteux, et cependant ce n'est pas avec les corpuscules tactiles que nous connaissons chez les Vertébrés qu'ils offrent une analogie morphologique, c'est surtout avec ces petits organes que M. Ranvier a appelé *bourgeons du goût*, et qu'il a figurés dans son *Traité d'histologie*. Il est permis d'ailleurs de se demander si les tentacules en question ne seraient pas aptes à remplir, outre la fonction tactile, une autre fonction plus en rapport avec celle des bourgeons du goût des Vertébrés.

D'ailleurs, dans la détermination fonctionnelle d'un organe terminal, ce n'est pas la structure seule de l'organe qui intervient : c'est aussi, au même degré, la nature des *centres nerveux* avec lesquels il est en relation. Ce fait, bien évident chez les animaux supérieurs, est encore mis en lumière par les applications bien connues de la *loi des connexions*, que M. de Lacaze-Duthiers a établies pour les otocystes des Gastéropodes ; les organes de la vue et de l'odorat sont toujours en relation avec les ganglions cérébroïdes, qui innervent d'ailleurs directement d'autres organes sensoriels moins importants (palpes, tentacules).

Faisons l'application de ces principes aux divers organes que nous venons d'étudier dans le cours de ce mémoire, et dont nous avons indiqué la structure d'après divers auteurs dans le présent chapitre. Nous devrons mettre à part tout d'abord les *coupes gustatives* de Bela Haller. Si les obser-

(1) Ces corpuscules, découverts par Flemming, sont des papilles recouvertes d'un épithélium plat ; à leur intérieur existe un faisceau de longues cellules neuro-épithéliales, dont les têtes font saillie en divers points du bourgeon, mais surtout au sommet où elles offrent une petite couronne de soies très nettes. J'ai retrouvé tous les détails décrits par Flemming, et je puis affirmer qu'il s'agit ici simplement de cellules sensorielles ordinaires enfoncées dans une papille conjonctive.

vations de cet auteur sont exactes, la forme des cellules sensorielles est assez spéciale ; leur répartition ne l'est pas moins. Enfin l'innervation étant sous la dépendance des ganglions buccaux rend légitime la détermination de ces coupes comme organes de sensibilité *spéciale;* dès lors, leur fonction gustative est bien évidente.

Ce qui se passe pour les organes palléaux est bien plus compliqué. Nous avons vu les cellules neuro-épithéliales peu abondantes dans les régions plus spécialement sécrétrices ; plus fréquentes, au contraire, le long du tranchant des feuillets branchiaux ; nous les avons vues s'accumuler le long du nerf branchial et à la surface du ganglion, de manière à former dans les types les plus élevés un véritable organe, dont nous avons suivi la différenciation. C'est seulement dans ce dernier cas qu'on peut attribuer, avec quelque probabilité, une fonction de sensibilité spéciale à la région où sont présents ces éléments. L'organe de Spengel bien différencié se distingue par la proximité et l'abondance des cellules ganglionnaires destinées *uniquement* à servir d'intermédiaire entre les terminaisons nerveuses et les nerfs centripètes ; c'est ce que nous avons établi plus haut en observant qu'aucun filet de la fausse branchie bipectinée et de l'organe de Lacaze-Duthiers ne va aux organes voisins. En même temps le système des nerfs rattachant l'organe aux centres céphaliques devient de plus en plus riche et formé de filets plus volumineux ; le renforcement de la commissure palléale de Bouvier établit même un chemin plus direct entre les ganglions palléaux et le réseau qui tient la fausse branchie sous sa dépendance ; l'étape du ganglion sus-intestinal peut être sautée. En ce qui concerne l'épithélium sensoriel, non seulement le réseau inter-épithélial de cellules multipolaires est assez riche, mais de plus nous voyons apparaître des cellules nouvelles, les cellules pigmentées ; la localisation des éléments se fait même d'une façon remarquable. Nous sommes donc ici en présence d'une différenciation considérable qui nous autorise à supposer que la sensibitité

de l'organe peut être vive et délicate et relativement bien délimitée.

Il n'en est pas de même si nous nous en tenons à la fausse branchie filiforme. Non seulement la partie centrale de l'organe n'est pas un ganglion, mais un simple nerf muni d'un petit nombre de cellules ganglionnaires; mais, de plus, les éléments neuro-épithéliaux sont peu nombreux et dispersés. Dans son ensemble, l'organe est à peine plus différencié qu'un tentacule qui le serait lui-même faiblement, c'est-à-dire dépourvu de papilles tactiles et de ganglions terminaux.

Des *expériences* sérieuses seraient nécessaires, je ne l'ignore pas, pour décider d'une manière précise quelle est la fonction de tous ces organes. Dans cet ordre d'idées, nous n'avons guère à signaler que les expériences bien connues de Moquin-Tandon sur les tentacules de l'Escargot. Malgré les critiques auxquelles ces observations ont donné lieu, spécialement de la part de Simroth, il me paraît bien établi que les tentacules de l'Escargot sont des organes d'olfaction au sens où nous entendons ce mot chez les Vertébrés; ainsi c'est par les tentacules qu'un Escargot reconnaît à distance une fraise qu'il ne peut pas voir. Mais si l'on passe des Pulmonés aux Prosobranches, deux difficultés nouvelles surgissent : que devient la notion d'odorat lorsqu'elle s'applique aux animaux aquatiques? Savons-nous bien ce qu'est, par exemple, la sensation olfactive qu'éprouve un poisson et en quoi consiste la différence avec la sensation de goût, différence qui n'est pas douteuse, puisque les organes sont absolument distincts à tous les points de vue. L'obscurité devient bien plus grande si l'on s'adresse à des animaux inférieurs tels que les Mollusques. L'on sait cependant que les Nasses, par exemple, sentent de loin dans la mer la présence d'un animal mort, puisqu'elles arrivent en foule de points éloignés. Définissons, comme on le fait souvent, l'*olfaction* comme la fonction qui permet à l'animal de reconnaître les modifications de nature chimique qui s'opèrent dans le milieu ambiant, en réservant le nom de *goût* à une fonction analogue

dont le siège serait exclusivement dans la bouche et dont l'objet serait exclusivement l'aliment. Or, pour chercher si un organe en particulier est doué d'une fonction déterminée, la méthode naturelle consiste à enlever cet organe, ou à le paralyser, ou à supprimer ses relations avec les centres nerveux. En admettant que l'on puisse connaître assez bien les manifestations de la vie d'un Prosobranche pour établir avec sûreté qu'il *sent* en temps normal, il faudrait pouvoir atteindre la fausse branchie, l'enlever, ou couper les nerfs qui y aboutissent, chercher ensuite si l'animal, une fois guéri, continue à sentir ; tout cela, on l'admettra, je l'espère, est impossible, à moins de léser grièvement l'animal opéré, et les expériences ne signifieraient plus rien, surtout étant donné que le résultat doit en être négatif dans l'hypothèse où c'est précisément la fausse branchie qui est un organe d'olfaction.

J'ai donc préféré m'abstenir d'expériences de ce genre, ne trouvant pas de méthode qui, même au point de vue théorique, me parût satisfaisante.

Cependant j'ai eu l'occasion de faire quelques petites observations, auxquelles je n'attache pas une bien grande importance, mais que je crois pouvoir cependant exposer en quelques mots.

On sait depuis longtemps que les régions du manteau et de l'épipodium les plus riches en cellules de Flemming sont naturellement les plus sensibles aux excitations mécaniques ; par exemple les tentacules épipodiaux des Trochus, qui sont toujours en mouvement quand l'animal est bien vivant, se rétractent avec une grande vivacité quand on vient à les toucher. Or, j'ai pu vérifier que ces mêmes régions jouissent d'une grande *irritabilité* sous l'action des substances chimiques variées ; l'approche d'une baguette humectée de térébenthine, d'alcool, d'essence de girofle, une parcelle de camphre, une trace d'acide, etc., font rétracter rapidement les tentacules des Trochus lorsqu'ils sont dans l'air.

Si l'on renverse une Patelle en tenant son épithélium bien humecté d'eau de mer, on pourra, bien avant qu'il y ait

contact, faire rétracter de même isolément telle partie du bord du manteau qu'on voudra. D'autre part, en tenant les animaux en question dans l'eau de mer, il est facile de faire arriver sur les organes qu'on observe, au moyen d'un petit tube, une goutte d'eau plus salée ou moins salée que l'eau de mer elle-même, ou une goutte d'eau sucrée. La sensation produite se manifeste aussi par les réflexes très nets. Ces réflexes n'ont pas leur siège uniquement dans les ganglions du système nerveux central, mais dans le voisinage de l'organe lui-même, car ils se manifestent aussi sur un manteau séparé récemment du corps de l'animal.

Isolons, par exemple, le manteau d'un Trochus, étalons-le dans l'eau de mer et excitons mécaniquement la pointe de la branchie, ou approchons-en une substance irritante quelconque : nous verrons tous les feuillets se recourber les uns après les autres, à partir du point excité, comme les folioles d'une sensitive.

Mais, en ce qui concerne la fausse branchie, je n'ai obtenu aucun résultat qui mérite d'être mentionné. L'excitation directe de l'organe ne produit aucune modification de forme. Les feuillets de cet organe sont tellement courts et tellement serrés que leurs mouvements sont inappréciables. Tandis que dans les régions précédentes le réflexe se produisait dans l'organe même, ici je suis convaincu que les impressions qui s'y manifestent sont transmises très fortement et très directement au système nerveux central; cela est prouvé d'ailleurs par la présence des forts cordons nerveux qui relient la fausse branchie aux ganglions palléaux.

Pour tous les autres organes, on peut, je crois, considérer comme établi que, partout où il y a abondance de cellules de Flemming, *il se manifeste, à divers degrés, une certaine sensibilité tactile et une irritabilité sous l'action des substances dissoutes ou en vapeur*. Entrons-nous dans le domaine des hypothèses, nous serons amenés à supposer que la cellule de Flemming est un élément de sensibilité générale. De légères modifications des groupements spéciaux, le voisinage d'un

épithélium plus ou moins cilié ou pigmenté, des relations avec un réseau nerveux plus différencié, suffisent-elles à en faire une cellule tactile (bourgeons des tentacules épipodiaux) ou une cellule olfactive (organe de Spengel)? Je suis, pour ma part, tenté de penser, par suite de l'étude anatomique de ce dernier organe, que l'olfaction chez les Prosobranches n'est qu'un degré suprême d'une sensibilité fondamentalement de même nature que l'irritabilité qui se manifeste un peu partout à des degrés variés; de même que, au point de vue morphologique, la fausse branchie est simplement un organe provenant d'une spécialisation et d'une différenciation graduelle d'un nerf ou d'un ganglion primitivement destiné à des usages généraux.

Quant à l'organe de M. de Lacaze-Duthiers, il est à remarquer qu'il existe presque constamment chez les Pulmonés aquatiques, ainsi que l'organe de Spengel chez les Prosobranches de même habitat; ces deux organes ne font défaut que dans des types terrestres (Hélicéens, Hélicinidés, Cyclophoridés). Il y a cependant exception pour les Cyclostomes qui ont un organe de Spengel et pour les Succinées qui en sont dépourvues.

Ainsi, bien que les Pulmonés respirent l'air en nature, l'olfaction chez eux semble liée à la présence de l'eau à l'entrée de la cavité palléale. M. de Lacaze-Duthiers est d'avis, paraît-il, que l'organe des Pulmonés qui lui a été si justement dédié est destiné à apprécier les mouvements de l'eau à l'entrée de la cavité palléale; je le crois sans difficulté, d'autant plus que cette fonction ne me paraît guère différer d'une fonction tactile. Nous apprécions bien avec la main la vitesse du mouvement de l'eau ou de l'air; et d'autre part, si on agite l'eau autour des tentacules des Trochus, on voit facilement que ces organes perçoivent cette agitation.

Si ces vues sont vérifiées, on peut conclure qu'il n'y a pas lieu de chercher à répartir dans les divers organes des Prosobranches, animaux relativement peu élevés en organisation, des fonctions trop spéciales, trop raffinées; de même

que nous assistons dans ce groupe à la différenciation graduelle de certains organes, de même nous devons voir la fonction se définir et se perfectionner peu à peu en s'élevant dans la série qu'ils constituent (1).

En d'autres termes, ce qu'on peut déduire de l'étude histologique, c'est que les diverses régions sensorielles du manteau diffèrent probablement par une augmentation ou une diminution d'intensité d'une sensibilité à la fois tactile et olfactive (au sens où nous avons défini ce mot) et non par des divergences profondes dans la nature de cette sensibilité.

CHAPITRE II

TISSU CONJONCTIF ET ESPACES SANGUINS.

§ 1. — **Historique.**

Les discussions sur l'appareil circulatoire des Mollusques ont presque toujours eu pour objet deux questions :

L'appareil circulatoire est-il clos ou l'eau peut-elle y pénétrer?

Y a-t-il des capillaires en quelque point du corps?

Ces deux questions divisent encore aujourd'hui les zoologistes. Je laisse complètement de côté la première, qui n'intéresse pas l'histoire des organes palléaux : il est hors de doute qu'il n'y a dans aucun de ces organes la moindre ouverture qui puisse permettre le mélange du sang et de l'eau.

H. Milne Edwards a démontré le premier que l'appareil circulatoire est incomplet, et que les capillaires et même parfois les veines sont remplacés par des lacunes.

On admit dès lors en général les idées de Milne Edwards : Pouchet (divers Gastéropodes), Van Beneden (*Aplysia*), Nordmann (*Tergipes*), de Quatrefages (*Eoldiens*), Leydig (*Paludina*), Semper et Williams (divers Gastéropodes), enfin

(1) Les fonctions visuelles et auditives semblent aussi assez obtuses de l'avis de tous les zoologistes qui s'en sont occupés.

Siebold, Bergmann, Leuckart, Huxley, Gegenbaur (Ptéropodes et Hétéropodes), se sont ralliés à cette opinion.

Néanmoins la théorie des capillaires continuait à compter des partisans déterminés. Ceux-ci, opérant principalement par la méthode des injections, ne pouvaient considérer comme des lacunes les réseaux très fins qu'on observe dans divers organes : l'examen microscopique, tel qu'on le pratiquait à cette époque, laissait inévitablement subsister le doute. Ainsi, dès 1842, Pappenheim et Berthelen décrivaient des capillaires complètement clos chez divers Gastéropodes; et Langer (1858) les voyait bien plus nettement encore chez les Acéphales, et établissait leur communication avec les artères et les veines. Les Acéphales continuent d'ailleurs à être l'objet de travaux bien plus nombreux que les Gastéropodes. Dans l'ouvrage classique de Bronn et Keferstein (1867) est émise une opinion moyenne, qui paraît résulter assez bien de ce que nous ont appris les travaux antérieurs : il existerait (au moins dans la partie abdominale du corps) des capillaires artériels, mais pas de capillaires veineux (p. 1747).

La même année commence, avec les recherches d'Eberth (*20*) sur les capillaires en général, la période histologique. Cet auteur réussit à mettre en évidence l'endothélium dans les vaisseaux de divers Mollusques. Bientôt Flemming (*26*) (1871) est amené à s'occuper de la question; après avoir élucidé la question de l'épithélium des Mollusques, il ne pouvait se désintéresser du problème qui nous occupe en ce moment ; dans un premier mémoire, il décrit de véritables lacunes; cependant l'appareil circulatoire est considéré par lui comme clos, car il est partout tapissé d'endothélium. Bientôt commença à ce propos entre Flemming et Kollmann une vive et intéressante discussion qui ne paraît pas encore terminée, malgré le nombre considérable de mémoires auxquels elle a donné lieu. La question était transportée complètement sur le terrain de l'histologie. Le point à élucider était le suivant.

Suivant Kolmann (32, 37), les vésicules découvertes par Langer chez les Acéphales ne seraient pas des cellules, mais des espaces lacunaires, en continuité les uns avec les autres. Ces lacunes sont noyées dans une masse résistante et continue, que Kollmann appelle *Gallert substanz*, et qui se présente tantôt comme formant des masses continues, plus ou moins étendues, tantôt comme réduite à de minces poutres ou lamelles (*Gallert balken*) au travers des espaces sanguins. Il existe d'ailleurs de vrais vaisseaux pourvus d'endothélium, des *capillaires* et des espaces *venoso-lymphatiques*, où tombe le sang venu des lacunes. Ces faits, établis spécialement pour les Lamellibranches, sont étendus en outre à quelques Gastéropodes (Aplysie) (p. 91-92).

Flemming (35) admet d'une manière générale ces derniers points, en constatant seulement que le nombre de vrais capillaires à endothélium est très restreint dans le tissu érectile. Mais là où il est en opposition formelle avec Kollmann, c'est dans la description des vésicules de *Langer* : ce sont pour lui de véritables *cellules* avec un petit noyau sphérique, presque toujours périphérique, et avec un peu de protoplasma granuleux : la plus grande quantité du contenu consiste en une substance très molle, fluide, qui fait donner à ces vésicules le nom de *Schleimzellen*. Le sang ne passerait donc pas à travers ces espaces, mais bien dans des fentes de la substance que Kollmann décrit comme continue (*Gallert substanz*); il existerait donc tout un système de canaux communiquant par des branches étroites dont les ramifications occupent le centre des trabécules (*Gallert balken*) que Kollmann décrivait comme des poutres pleines (*Schwellnetz*). Quand le tissu érectile n'est pas rempli de sang, les tubes en question restent purement virtuels, et les parois en sont immédiatement appliquées les unes sur les autres. Il existe de plus des espaces qu'on peut à proprement parler appeler des *lacunes*, et qui se trouvent autour des muscles et des nerfs, entre ceux-ci et le tissu conjonctif; mais Flemming n'est pas tout à fait certain de la présence

du sang dans ces lacunes. Comme précédemment, les Acéphales ont principalement occupé Flemming, mais il étend ses conclusions aux Céphalophores.

Trois ou quatre mémoires furent publiés par chacun des deux auteurs sur cette question des espaces lacunaires; comme ils ne pouvaient se mettre d'accord, le débat fut porté devant le congrès de cinquante naturalistes et médecins réunis à Munich en septembre 1877, et les préparations des deux adversaires furent examinées. La lumière ne paraît pas avoir résulté de ce referendum scientifique, si bien que d'autres savants ne tardèrent pas à intervenir dans le débat.

H. Schultze (*39*) (1877) admet avec Flemming la nature cellulaire des vésicules de Langer (p. 77), Bonnet trouve dans la branchie des Acéphales tantôt des vaisseaux endigués par de l'épithélium tantôt des lacunes, tantôt les deux ensemble; Posner (*38*), dans le même organe, trouve des lacunes et Sluiter un système clos, au moins chez la Moule; M. Sabatier l'année précédente (1877) était arrivé aux mêmes conclusions. Griesbach (*49*) (1883) arrive à des conclusions intermédiaires entre celles de Flemming et de Kollmann; dans les régions périphériques des Acéphales, le système sanguin n'est pas clos déjà dans le tissu gélatineux, il y a des lacunes sans endothélium et pas de capillaires (p. 42), sauf peut-être dans quelques branchies. Les vésicules de Langer ne sont pas des cellules, et le tissu érectile n'est pas un tissu spécial. L'eau pénètre dans le corps, se mêle au sang, sort par l'organe de Bojanus sans qu'il y ait de système aquifère spécial.

La confusion était, on le voit, portée à son comble vers l'année 1882 : il était impossible au lecteur non prévenu de se faire une opinion d'après les travaux mêmes les plus récents.

Enfin, en 1883, paraît le mémoire capital de Brock, qui jette une vive lumière sur la structure du tissu conjonctif, et qui a pour nous un intérêt tout spécial, parce qu'il a trait exclusivement aux Gastéropodes. L'auteur étudie l'*Aplysie*,

le *Pleurobranche* et divers *Pulmonés*, il décrit en détail toutes les formes de cellules conjonctives qu'on trouve dans ces divers types. Brock se range sans réserve à l'avis de Flemming au sujet des « Langers-blasen ». Il admet même, avec cet auteur (*16*, p. 50), que celles-ci, auxquelles il conserve le nom de « Schleimzellen » que leur avait donner Flemming, sont de même nature que d'autres éléments qu'il appelle *cellules plasmatiques*, et qu'il rencontre en abondance dans divers cas. En particulier, Brock y rattache les cellules calcaires des Pulmonés et de quelques Prosobranches, dont il distingue deux variétés (p. 39). Ces éléments, très volumineux, sont caractérisés par des concrétions opaques (de nature calcaire) et des sortes de pseudopodes plus ou moins développés; on trouve souvent des vacuoles. Parfois même ces cellules se divisent en plusieurs éléments plus petits qui restent associés. Mais les prolongements ne sont jamais unis entre eux. Tout au contraire, dans le deuxième type de cellule décrit par Brock, il existe des prolongements grêles excessivement ramifiés et irrégulièrement anastomosés de manière à former un lacis d'une complication extrême. Ces cellules *conjonctives* proprement dites ou étoilées sont bien plus petites et moins fortement granuleuses. Il existe enfin une troisième sorte d'éléments, ce sont les éléments *fibrillaires*, que l'on a fréquemment pris pour des fibres musculaires. C'est, suivant Brock, ce qui est arrivé notamment à Semper et à Flemming (p. 43). On y distingue des fibrilles propres, noyées dans une masse bien plus abondante de substance interstitielle, le tout étant entouré d'une enveloppe anhiste. Ces fibres sont parfois très abondamment ramifiées, mais les prolongements très longs, très raides et de largeur constante, diffèrent à tous égards de ceux du réseau précédemment signalé.

Au sujet des espaces sanguins, les figures de Brock ne laissent subsister aucun doute. Il représente divers cas où l'on voit côte à côte les espaces sanguins (*circulationslücken*) et les cellules plasmatiques plus ou moins granuleuses : ces

espaces vides ont exactement la forme et les dimensions des éléments en question (fig. 17, 19, 21, du travail de Brock). Mais tantôt ce sont les cellules qui dominent et le tissu est compacte, tantôt elles sont rares et le tissu est criblé de trous.

§ 2. — **Résumé des données relatives au tissu conjonctif du manteau.**

Les résultats auxquels je suis arrivé en ce qui concerne les Prosobranches concordent si complètement avec ceux qu'a obtenus Brock chez les Pulmonés et les Opisthobranches que je n'hésite pas à conclure à l'*identité complète des éléments conjonctifs dans toute l'étendue du groupe des Gastéropodes*. Ce point important résulte de tout ce qui a été dit précédemment à propos de chaque organe : il ne sera pas inutile cependant de comparer ici les données diverses acquises par nous jusqu'ici.

Je suis amené à adopter comme très naturelle la division en trois catégories admise par Brock pour les éléments conjonctifs. Il existe donc dans le manteau des *cellules plasmatiques*, des *cellules multipolaires* et des fibres-cellules *ramifiées*. A la première catégorie se rattachent les cellules de Leydig ou vésicules de Langer. Ces éléments sont noyés dans une substance interstitielle plus ou moins abondante. L'abondance et la disposition de cette substance permet de distinguer plusieurs variétés de tissus conjonctifs.

1° Le *tissu lamineux*. Il compose chacune des deux faces des lamelles de la branchie, et les membranes qui s'insèrent sur le manteau, telles que le péricarde, la paroi de l'abdomen. On le trouve encore dans les membranes qui rattachent au corps les branchies bipectinées. Les éléments prédominants sont des fibres extrêmement allongées, plates et plusieurs fois bifurquées.

Dans le péricarde elles sont extrêmement nombreuses et disposées dans tous les sens. Dans la membrane qui relie les deux branchies chez l'Haliotide on observe une orientation longitudinale. L'orientation est manifeste dans la branchie

(voir III[e] partie, ch. I). La figure 72 montre combien ces éléments sont serrés dans ce dernier organe.

On trouve encore dans le tissu lamineux de nombreuses cellules multipolaires (cellules conjonctives propres de Brock soit isolées, soit groupées comme nous l'avons vu plus haut (organe de Spengel). Les éléments vésiculaires font défaut.

2° Le *tissu compacte* est beaucoup moins répandu. Il existe dans les tentacules, dans les renflements qui constituent les organes de Spengel des Patellidés et surtout dans le support branchial des Diotocardes, le long de l'organe de Spengel : il forme toute la masse comprise entre le vaisseau efférent et le bord du support branchial (fig. 14). Il est caractérisé par l'extrême développement de la substance interstitielle, qui ne présente qu'un très petit nombre de lacunes sanguines (fig. 77). Les éléments figurés y sont plus clairsemés que partout ailleurs, sauf près des bords. Ces éléments sont des fibres très irrégulières de forme et de direction, recourbées près des bords de l'organe de manière à se réfléchir sur les deux faces. Une seule coupe, même épaisse, donne rarement toute l'étendue d'une de ces fibres. Les cellules mutipolaires sont isolées et assez rares. Il y a quelques cellules plasmatiques, surtout près des bords (fig. 73 *cp*).

3° Le *tissu vésiculeux* est très fréquent dans les organes palléaux. C'est lui qui forme la masse même du manteau proprement dit (fig. 49). Ce n'est que par suite d'une sorte de convention que l'on distingue deux lames distinctes dans le manteau : ces deux lames ne sont en effet autre chose que les surfaces légèrement modifiées d'une masse de tissu vésiculeux : en effet, les fibres conjonctives que l'on aperçoit sur une des faces n'y restent pas localisées dans tout leur trajet : elles pénètrent dans l'intérieur de la masse et peuvent facicilement atteindre l'autre face. Il en résulte un réseau plus ou moins intriqué, reliant les deux faces, et généralement facile à rompre par suite de l'abondance des éléments vésiculaires et la rareté de la substance interstitielle. Ce sont ces deux caractères qui permettent de définir le tissu vési-

culeux. Il faut y joindre la présence de lacunes extrêmement nombreuses. Les faisceaux musculaires s'y montent d'autant plus fréquents que les cellules plasmatiques le sont moins ; c'est le long du bord palléal, on le sait, qu'ils sont le plus développés.

Les cellules vésiculaires sont parfois juxtaposées presque sans interposition de substance interstitielle : elles se moulent alors les unes sur les autres et confondent leur paroi. On peut vérifier ce fait dans la région moyenne du manteau, surtout lorsqu'elle est différenciée en glande à mucus. Un feuillet de cette glande chez le Buccin, débarrassé de l'épithélium, coloré et examiné par transparence, montre que la masse principale du tissu est formée presque exclusivement de ces éléments ; les fibres et les cellules multipolaires sont localisées dans le voisinage de la surface et par suite disposées dans un plan : un petit nombre d'entre elles passent d'une face à l'autre.

Le manteau n'est pas le seul organe où se montre le tissu vésiculeux : on le trouve encore bien développé dans l'intérieur du pied, et là encore il peut arriver que les cellules vésiculaires soient absolument contiguës. D'autres fois elles sont disposés par amas, et entremêlées d'un très grand nombre de fibres conjonctives ou musculaires.

4° Le *tissu cartilagineux*, dans l'ensemble du groupe des Mollusques, se présente sous deux formes. Tout le monde connaît le cartilage céphalique des Céphalopodes, dont les cellules étoilées, à protoplasma granuleux, sont si faciles à étudier. Ayant examiné moi-même ces éléments, je crois pouvoir les considérer comme une variété des cellules multipolaires ; comme celles-ci, elles ont leurs prolongements anastomosés ; elles sont ou bien isolées ou bien associées en amas, tels que les prolongements rayonnent autour de chaque amas comme s'il n'était qu'une seule cellule. Les cellules sont alors tout a fait contiguës et parfois un même corps protoplasmique a deux noyaux. Or nous avons déjà trouvé tous ces caractères, notamment dans le tissu conjonc-

tif lamineux (fig. 12, *a b*). Brock en donne aussi plusieurs exemples.

Tout différent est le *cartilage labial* des Gastéropodes, déjà décrit par bien des auteurs. L'étude qu'en a faite récemment M. Wegmann dans l'Haliotide est très exacte ; je suis en mesure d'étendre tous ses résultats à la Fissurelle. Dans ces animaux le cartilage labial est formé de cellules vésiculaire presque cubiques, à contenu clair, à protoplasma très rare.

Ces éléments sont associés par 2, par 4 ou par 8, et les noyaux restent en face les uns des autres comme si les cellules venaient de se diviser. La disposition est surtout nette vers les bords, où les cellules sont petites et serrées. Les amas sont contenus dans des cavités formées d'une substance fondamentale peu abondante, qui ne diffère pas en apparence de celle que nous avons rencontrée partout. Chez la Valvée et surtout la Lottia la disposition est moins régulière et les cellules ont une tendance à s'arrondir.

Le cartilage pur peut donc être défini un tissu ne contenant absolument qu'une sorte de cellules : multipolaires ou vésiculaires ; il n'y pas trace de fibres. La substance fondamentale ne présente, au point de vue de sa coloration sous l'influence des réactifs, aucune différence avec celle des divers tissus conjonctifs. La modification chimique à laquelle est due sa consistance ne peut être appréciée que par une étude chimique spéciale. La Valvée nous présente un cas de transition intéressant que j'ai décrit ailleurs (*68*).

Je n'ai pas cherché à retrouver la chondrine dans les lamelles épaissies des supports et des feuillets branchiaux. Il est possible qu'elle existe, puisque la consistance est la même que dans les cartilages proprement dits. La différence qui existe entre ces organes de soutien et du cartilage a déjà été signalée : il y a lieu cependant de la résumer ici. Lorsqu'il y a dans un organe palléal un épaississement résistant, on peut toujours vérifier que cet épaississement est *anhiste*, quelle que soit son épaisseur. Il est dû à un dépôt, produit par couches successives, d'une substance en parfaite conti-

nuité avec la substance fondamentale des tissus sous-jacents. Dans les Diotocardes, cette lame de support peut être très développée, elle est sous la dépendance d'une couche de cellules vésiculaires (fig. 24. *z*) qui semble jouer vis-à-vis d'elle le rôle de matrice. Cette couche n'a plusieurs rangs de cellules qu'aux points où la lame en question est précisément la moins épaisse.

Enfin, aux bords des feuillets branchiaux, l'épaississement n'est formé par aucune couche spéciale de cellules : ce n'est que la portion périphérique, peut-être modifiée chimiquement, de la la lame conjonctive qui forme le tissu même du feuillet : au-dessous se trouvent toutes les variétés de cellules conjonctives.

5° On conçoit sans peine que des transitions puissent exister entre les divers tissus que nous venons d'énumérer ; en d'autres termes, le tissu conjonctif des Gastéropodes présente une très grande variété suivant le mode d'association des cellules. Aussi, dans le support branchial de la plupart des Diotocardes, le tissu est beaucoup moins compacte que chez l'Haliotide ; il est creusé d'un bien plus grand nombre de lacunes, et les cellules vésiculaires y sont bien plus fréquentes. De même, le manteau du Vermet offre des places où le tissu est tout à fait compacte, tandis que plus loin abondent les cellules vésiculaires. Dans la Nasse, autour de la cavité plissée du pied, le tissu est tout à fait compacte ; il est au contraire vésiculeux aux environs de la glande mucipare du même organe. Ces exemples suffisent, je l'espère, pour démontrer l'unité de nature du tissu conjonctif dans tous les organes palléaux : ce résultat peut même être étendu à des organes bien différents et à des groupes plus étendus que celui des Prosobranches.

De ce qui précède il résulte que la classification des diverses sortes de tissus conjonctifs que je viens de présenter n'est pas absolue : il y a entre les cas extrêmes bien des cas intermédiaires. Néanmoins, il existe une telle différence d'aspect entre les organes où ces cas extrêmes sont réalisés (et ce sont

d'ailleurs les plus nombreux) qu'on est naturellement amené à considérer des variétés bien définies.

6° On peut aller plus loin encore dans cette généralisation, et l'examen de quelques organes m'a permis de trouver des intermédiaires entre les trois sortes de cellules, en apparence si dissemblables, qui se rencontrent dans le tissu conjonctif. C'est dans le tissu compacte du support branchial de l'Haliotide que l'on trouve des intermédiaires entre les fibres et les cellules. Les éléments présentent, en effet, dans cet organe des formes souvent bizarres, dont j'ai reproduit quelques-unes dans la planche XIV. On voit notamment des fibres où l'élargissement du corps protoplasmique se fait brusquemment et est tout à fait disproportionné avec les dimensions du noyau. C'est bien encore là une fibre nettement caractérisée; mais parfois des éléments ainsi constitués sont en connexion avec des cellules multipolaires non moins nettes (cette connexion n'a pas lieu habituellement, mais j'en ai observé plusieurs cas dans l'organe en question). Dans l'organe de Spengel des Patellidés, il est impossible de dire si l'on à affaire à des fibres raccourcies ou à des cellules allongées.

Les transitions entre les cellules vésiculaires et les cellules étoilées sont plus rares. Nous en avons un bel exemple dans la région de la branchie où existe ce que j'ai appelé le *tissu spongieux*; c'est un amas de cellules polyédriques, claires, contiguës, semblables aux cellules vésiculaires, mais très petites : il n'y a pas de substance fondamentale interposée. Sur le bord de l'anus, dans le voisinage de la lacune, on voit les cellules devenir anguleuses, s'écarter les unes des autres et présenter des prolongements d'abord obtus, puis plus grêles et ramifiés. Elles passent insensiblement aux cellules multipolaires qui se rencontrent sur les deux faces du feuillet.

Les éléments connus sous les noms divers de *vésicules de Langer*, *cellules muqueuses* (Schleimzellen), *cellules plasmatiques*, *cellules de Leydig*, *cellules vésiculaires*, ne sont pas fon-

damentalement distincts, et ces noms peuvent être employés indifféremment. Peut-être cependant pourrait-on objecter que quelques-unes des cellules plasmatiques décrites par Brock chez les Pulmonés sont un peu différentes des vésicules de Langer; leur protoplasma est granuleux et dense; le paraplasma n'est pas visible et le contour est un peu irrégulier et la membrane peu distincte; dans les vésicules décrites par Langer et Leydig chez les Acéphales, et que j'ai signalées maintes fois dans le manteau des Prosobranches, le protoplasma est rare et réticulé, le paraplasma abondant et hyalin. Les termes de transition se rencontrent encore dans le tissu compacte, où existent des cellules à vacuoles plus ou moins nombreuses et à protoplasma abondant, granuleux et parfois même pigmenté (fig. 78, α et β). Je n'ai pas observé de cas où le paraplasma puisse être assimilé à du mucus.

En somme, la cellule mésodermique qui doit se différencier en élément conjonctif prend presque toujours l'une des trois formes signalées : fibre, cellule multipolaire, cellule vésiculaire. Quelquefois cependant elle peut affecter une forme intermédiaire entre deux de ces trois types. Elle garde presque toujours la propriété d'être incluse dans un amas plus ou moins considérable de substance fondamentale.

§ 3. — Considérations sur les lacunes.

Sur la grave question de la constitution des lacunes, je n'hésite pas à me prononcer pour l'opinion de Flemming et de Brock, et je crois pouvoir donner une définition générale des lacunes du manteau : ce sont simplement des espaces plus ou moins larges creusés dans la substance fondamentale, quelle que soit la nature des éléments compris dans cette dernière. Il y a donc des lacunes dans le tissu compacte et dans le tissu vésiculaire, entre deux masses de tissu lamineux et dans tout tissu intermédiaire. Parfois elles sont larges, béantes, assez régulières pour pouvoir être prises pour de véritables veines (Ex. : glande à mucus, sinus de la fausse

branche des Ténioglosses siphonostomes). D'autres fois elles sont pour ainsi dire virtuelles, c'est-à-dire que leurs bords sont appliqués dans l'état de contractions et ne peuvent se remplir par les injections qu'après un certain effort (*Circulationslücken* de Brock). Ainsi, la région antérieure du manteau de tous les Prosobranches est creusée d'un réseau irrégulier de ces lacunes, qui, en s'injectant plus ou moins, produisent des aspects très variés. Dans tous les cas, il est impossible, soit en coupe, soit par transparence, de trouver un revêtement de fibres musculaires ou conjonctives à ces espaces. Si, par exemple, on dédouble le manteau d'un Prosobranche et qu'on examine l'une des lames de manière à observer directement ces espaces, on verra les fibres poursuivre leur trajet irrégulier sans circonscrire la lacune, dont les parois latérales sont formées d'amas de cellules vésiculaires. La lacune est donc simplement creusée dans la substance fondamentale qui cimente le tout.

Je ne chercherai nullement à étendre cette conception aux lacunes d'autres régions du corps : en particulier les espaces sanguins de l'abdomen, sinus ou lacunes, peuvent, ou bien avoir des parois propres, ou bien n'être que des intervalles entre le tégument et les organes.

Les lacunes palléales sont-elles tapissées d'*endothélium?* j'ai recherché ce tissu, par des méthodes variées, sur des animaux différent (Haliotide, Paludine, Natice, Littorine, Cassidaire, Buccin). J'ai employé le lactate et l'azotate d'argent, à des doses et pendant des temps également variés : par injection ou par imprégnation directe après dédoublement du manteau. Dans les lacunes proprement dites, c'est-à-dire dans les espaces où l'injection ne passe que difficilement, qui ne sont pas béants et apparents sur l'animal frais, je n'ai jamais obtenu d'endothélium. C'est ce qui se produisait notamment sur le bord du manteau de la Natice. Ici il existe, comme nous allons le voir, un riche réseau afférent ; des branches très ténues issues des mailles de ce réseau viennent s'ouvrir dans des espaces irréguliers

assez larges, tapissés de cellules vésiculaires. Or l'endothélium est très net dans les plus fines ramifications des vaisseaux, dans les lacunes, la substance interstitielle réduit fortement le sel de manière à bien mettre en évidence le contour des cellules vésiculaires et des fibres; mais je n'ai pas trouvé trace d'endothélium. Il en est de même pour ce qui concerne les feuillets branchiaux. Sur ce point cependant je dois être plus réservé. Il est fort difficile de faire pénétrer une injection d'un sel d'argent dans la branchie vivante, à cause des trabecules contractiles dont nous avons parlé, et, d'autre part, sur un animal mort, on ne peut songer à observer l'endothélium. Il est donc possible que, malgré mes efforts, je n'aie pas réussi à me placer dans de bonnes conditions d'observations. Ce qui m'amène à émettre ce doute, c'est que M. Ménégaux, travaillant en même temps que moi et par les mêmes méthodes, mettait en évidence de la façon la plus nette l'endothélium dans la branchie des Acéphales.

Si je puis émettre avec plus d'assurance une opinion négative pour ce qui concerne le tissu du manteau proprement dit, c'est que j'ai réussi, dans la Natice et le Trochus, à révéler dans une grande netteté l'*endothélium dans la veine circumpalléale*. On sait que ce vaisseau présente des parois propres facilement isolables. Il amène le sang des lacunes du corps à la partie antérieure du manteau : il envoie des branchies en avant et en arrière, et ces ramifications se subdivisent de manière à former des canalicules très petits, tapissés d'endothélium jusqu'à leurs dernières ramifications. En arrière, ces canalicules ne sont jamais anastomosés, sans quoi rien n'empêcherait de les considérer comme des capillaires afférents. Quand ils ont atteint une dimension limite, ils débouchent dans des intervalles étroits entre les cellules vésiculaires, et là l'endothélium cesse brusquement. La réduction de l'argent s'étant néanmoins effectuée, la coloration de la substance fondamentale met bien en évidence le contour des cellules vésiculaires. Les préparations

observées après dédoublement du manteau ne laissent aucun doute sur ces points. Il faut avoir soin d'enlever préalablement l'épithélium, car, les canalicules se trouvant très voisins de la surface, se rompent fréquemment sous l'effort de la poussée ; par suite l'injection circule dans l'épithélium entre les bases des cellules et produit un réseau qu'on pourrait prendre, au premier abord, pour un réseau capillaire.

L'endothélium se retrouve encore dans l'artère rectale qui s'observe dans un grand nombre de types, et dont les ramifications sont nettement endiguées et isolables, au milieu de la masse spongieuse du rectum.

Enfin j'ai obtenu un résultat nouveau au sujet des grands espaces sanguins qui s'étendent du rectum à la branchie et constituent le réseau de la glande à mucus. Si l'on ouvre le réseau lacuneux périrectal et qu'on dédouble le manteau en coupant les trabécules, on peut, en produisant l'imprégnation d'une des deux lames obtenues, déceler un endothélium très net et parfaitement continu. Les cellules sont grandes, relativement peu sinueuses, à noyau périphérique (fig. 80). Cet endothélium se réfléchit autour des trabécules, quelle que soit la grosseur de celles-ci ; autour du rectum on a ainsi une large poche sanguine bien endiguée, traversée des mêmes trabécules ; plus loin ce sont de véritables sinus bien limités.

Je n'ai malheureusement réussi à établir ces faits que dans deux types (Cassidaire, Buccin) ; je ne sais donc pas ce qui se passe quand le réseau de la glande à mucus n'est pas formé de larges espaces, mais d'un fin réseau irrégulier.

Pour les vaisseaux afférent et efférent de la branchie il y a doute : j'ai cru voir un endothélium interrompu, mais je ne sais si c'est là un accident de préparation ou une réalité.

Je ne puis me dissimuler que ces résultats sont encore bien incomplets. On m'excusera facilement en considération de la difficulté des recherches. Qu'on se souvienne que B. Haller a décrit l'endothélium de la cavité générale des Pulmonés et n'a pu le retrouver chez les Prosobranches !

Il faudrait, pour préciser ces notions, choisir des types plus faciles à étudier que les Prosobranches. Provisoirement, j'indique, du moins à titre de théorie, l'opinion à laquelle j'ai été conduit au sujet des lacunes palléales.

Ce sont simplement des espaces creusés dans la substance interstitielle du tissu conjonctif; rien ne prouve que ces espaces soient toujours constants et remplis de sang; il se peut qu'ils soient virtuels, et alors s'ouvrir sous l'effet d'un afflux de sang, comme le pense Flemming. Ils ne paraissent pas tapissés d'endothélium. Les organes en forme de feuillets sont de simples sacs sanguins traversés par des trabécules; enfin, dans quelques cas, des poches analogues restent constamment ouvertes et sont tapissées d'endothélium, tout en continuant à être traversées par des trabécules musculo-conjonctives : par ce fait et par l'absence d'une gaine musculaire spéciale, elles diffèrent de véritables vaisseaux, et méritent le nom de sinus (sinus périrectal, sinus de la glande à mucus, sinus afférent et efférent de la branchie).

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE.

Je ne présente pas ici un historique détaillé des recherches relatives à la morphologie de l'appareil circulatoire. Ces recherches sont bien connues, et on en trouvera un résumé dans l'ouvrage classique de Bronn et Keferstein.

Le système artériel palléal mérite d'être examiné avec soin, mais j'ai abandonné son étude, qui rentrera mieux dans le cadre d'un travail actuellement achevé par M. Bouvier. J'indiquerai seulement que le manteau reçoit du sang artériel par une branchie de l'artère columellaire qui suit le bord antérieur du manteau et n'est pas courant. Le rectum est irrigué par un gros vaisseau issu de l'artère viscérale postérieure; ce vaisseau s'appuie sur l'intestin et traverse le rein si l'intestin traverse aussi cet organe; il passe avec lui dans

le manteau et se tient dans les tissus qui séparent le sinus rectal du rectum lui-même. Je l'ai retrouvé dans divers types (Turbo, Natice, Paludine, Cassidaire, Buccin, Pourpre). Les ramuscules qui en sont issus irriguent le rectum et vont d'autre part aboutir aux lacunes de la glande à mucus. Le manteau reçoit donc une petite quantité de sang artériel.

Le point sur lequel je me propose d'insister de préférence, c'est la comparaison *morphologique* du système veineux palléal chez les Diotocardes et chez les Monotocardes ; ce point ne me paraît pas, en effet, élucidé par les travaux antérieurs.

§ 1. — Système veineux des Diotocardes.

a. Fissurellidés. — Le système veineux palléal des Fissurellidés est des plus simples. On sait que les deux branchies sont absolument symétriques, très rapprochées l'une de l'autre vers la ligne médiane ; leur vaisseau afférent, qui est du côté interne, part d'un large sinus transversal, que nous appellerons *sinus basi-branchial*, et qui unit les deux angles internes et postérieurs des branchies. Le bord efférent de chacune d'elles est soudé au corps le long de la ligne d'insertion du manteau, c'est-à-dire à l'angle externe de la cavité palléale. Au-dessous, le manteau forme une voûte s'ouvrant en arrière par le trou apical. Le rectum, et, par suite, le cœur, sont un peu en avant de ce trou, mais encore en arrière et au-dessus du sinus basi-branchial. Ce dernier, étant tout près du fond de la cavité palléale, communique avec de larges lacunes situées dans le plancher de cette cavité ou dans la région nuquale de l'animal ; c'est dans ces lacunes qu'aboutit le sang du rein, de la tête et de la collerette.

On sait que ce dernier organe constitue la partie externe du manteau, qui déborde à l'extérieur du muscle en fer à cheval et se continue en avant avec le toit de la cavité palléale. M. Boutan y a trouvé un canal circulaire qu'il pense devoir être une artère.

Le point de doute que cet auteur émet en regard de cette opinion me semble tout à fait justifié : il n'y a là qu'un système

de lacunes assez irrégulier, communiquant par de vastes espaces lacunaires, situés à l'extrémité antérieure du muscle columellaire, avec les lacunes de la nuque, et, par suite, avec le sinus basi-branchial. Le sang, qui a traversé les branchies, revient au cœur par le vaisseau externe de cet organe, comme l'a bien vu M. Boutan. Il est bien évident qu'il y a communication directe entre ces vaisseaux branchio-cardiaques et les lacunes environnantes du manteau et du corps; ce fait n'a rien qui doive ni nous étonner ni nous arrêter.

Le système veineux palléal de la Fissurelle est donc aussi réduit que possible. Comme espace nettement endigué, outre les vaisseaux branchiaux afférents et efférents, nous n'avons à citer que le sinus basi-branchial.

b. Haliotidés. — Il en est autrement dans l'Haliotide. Les espaces qui amènent le sang au sinus basi-branchial sont bien endigués : ce sont des vaisseaux ou des sinus. Le sinus basi-branchial qui, chez les Fissurelles, était tout à fait à l'extrémité postérieure des branchies, est ici reporté un peu en avant, de sorte qu'il existe pour chaque branchie une partie antérieure, et une partie postérieure bien moins étendue, et desservie par une veine afférente spéciale partant du sinus basi-branchial au même point que la veine afférente principale, mais dirigée en arrière. M. Wegmann a bien décrit les vaisseaux rénaux (p. 355, 359 et suiv.) qui aboutissent au sinus basi-branchial, et il fait remarquer que la plus grande partie de la masse sanguine traverse le rein avant d'arriver à la branchie. Cela est vrai aussi pour le sang du manteau; il existe, en effet, une grande veine circulaire qui débouche dans la cavité abdominale, qui communique elle-même avec les canaux afférents du rein. Il y a cependant exception pour le sang venant de la partie antérieure du manteau, c'est-à-dire de la glande à mucus et des deux lobes palléaux qui la prolongent : « Le sang de ces parties (p. 361) arrive dans une veine qui vient de la partie antérieure du lobe et suit quelque temps le support branchial avant de se jeter dans la veine efférente; elle reçoit le sang de la glande muqueuse. »

Je laisse de côté tout ce qui concerne le support branchial sur lequel j'ai déjà insisté précédemment, de même que la prétendue branchie supplémentaire de M. Wegmann, qui est située à la place où existe l'organe de Spengel. Nous savons qu'il n'existe là aucune disposition spéciale; on trouve seulement un sinus autour du ganglion et des nerfs qui y aboutissent.

Les inductions tirées par M. Wegmann de l'étude du système veineux au point de vue de la comparaison de l'Haliotide et des Acéphales me semblent reposer sur une connaissance insuffisante de l'anatomie de ces divers animaux. L'auteur attache une importance extrême au fait que « la circulation rénale des Gastéropodes est distincte de celle des branchies; au contraire, dans l'Haliotide et dans les Acéphales, l'organe épurateur est intercalé dans la circulation branchiale; c'est dans ce sens que le sang, épuré par le rein, traverse les branchies : c'est la plus grande quantité de sang qui suit cette première voie ». Il est tout à fait inexact que chez les Prosobranches le sang du rein soit complètement dispensé de la traversée de la branchie. M. Rémy Perrier vient de montrer que le sang amené par les vaisseaux efférents du rein débouche pour la plus grande partie dans un canal que nous appellerons *veine palléale transverse* et qui aboutit à la veine branchiale *afférente*. Nous allons revenir d'ailleurs sur ce point à propos d'autres types. Quant au fait que chez les Prosobranches élevés une grande partie du sang arrive avec la branchie sans avoir traversé le rein, c'est une conséquence forcée du grand développement qu'a pris la partie antérieure du manteau et de la soudure complète de ce dernier avec le support branchial; comme tout le manteau est formé d'un tissu lacuneux, il est clair que le sang va du rectum à la branchie par le trajet le plus court, sans revenir en arrière traverser le rein.

Les modifications de cette sorte sont liées trop intimement aux variations des autres organes pour pouvoir servir par elles-mêmes de base de comparaison entre des groupes aussi

éloignés que les Acéphales et les Gastéropodes. Au contraire il est intéressant de voir combien elles se produisent graduellement dans l'intérieur de l'ordre des Prosobranches. Nous allons continuer cette étude en nous occupant maintenant du groupe des Trochidés et des Turbonidés.

c. Turbonidés. — Avec les Turbos commence la série des Diotocardes à une seule branchie (Azygobranches de Spengel). Nous avons insisté plusieurs fois sur les analogies histologiques qui unissent ces animaux à celle des Haliotidés; nous avons maintenant à justifier ces vues en exposant et en expliquant les modifications que subit le manteau quand on passe d'une série à l'autre. On sait que chez les Trochidés et les Turbonidés, il existe une seule branchie, située à gauche et séparée du rectum par un large espace. Dans cet espace se trouve d'abord, près du rectum, le sac papillaire (*papillargang* de B. Haller), qui est l'équivalent morphologique du rein gauche (1). Cet organe, très petit chez l'Haliotide, est bien plus développé chez le Trochus et surtout chez le Turbo, où il arrive jusqu'au milieu de la cavité palléale. A côté se trouve la glande à mucus, formée de replis longitudinaux irréguliers; elle n'occupe pas tout l'espace laissé libre; elle affecte la forme d'un losange dont la pointe antérieure serait voisine de l'anus et déborde un peu à droite du rectum.

Je ne puis dire si c'est la petite portion de cette glande qui est ainsi comprise entre le rectum et le corps, que v. Jhering qualifie de branchie rudimentaire; cette opinion ne serait appuyée sur aucun fondement sérieux, cependant il n'y a dans cette région aucun autre organe qui puisse justifier cette appellation. Il est manifeste que les replis peu accentués et fortement mucipares que j'ai figurés à gauche du rectum (fig .83) sont de même nature que ceux que l'on voit à droite et qui représentent la glande à mucus.

Si l'on compare le Turbo à l'Haliotide, on verra que la

(1) Je n'ai pas à décrire ici l'irrigation de cet organe, qui vient d'être étudiée par M. R. Perrier. Voir *Ann. sc. nat.*, 7e série, t. VIII.

branchie unique du premier animal représente la branchie gauche du second; l'innervation commune par le ganglion branchial gauche, dépendant du ganglion palléal droit, suffirait d'ailleurs à le démontrer. Mais une difficulté se présente quand on veut pousser plus loin la comparaison : comment se fait-il que, chez l'Haliotide chaque branchie soit en relation avec la glande à mucus par son côté *afférent*, tandis que chez les Turbo, elle est en relation par son côté *efférent*, qui, on le sait, est libre et voisin de la fente palléale chez l'Haliotide? Ce renversement est facile à expliquer, et c'est précisément l'appareil circulatoire qui va nous permettre d'élucider ce point. En examinant le manteau d'un Turbo quelconque (*T. rugosus*, *T. niger*, *T. princeps*), on voit, même sans injection, un large vaisseau bien délimité, qui coupe transversalement la glande à mucus et que pour ce motif nous appellerons *veine transverse* (V). A droite (1) il passe devant l'ouverture du sac papillaire et arrive sur le rectum, qu'il côtoie quelque temps en se dirigeant en arrière entre cet organe et le sac papillaire, puis brusquement elle coupe le rectum et semble pénétrer dans la paroi du corps.

M. R. Perrier a montré que ce vaisseau n'est autre chose que le canal collecteur du sang du rein, formé par la réunion des vaisseaux des lobes postérieur et antérieur (ce dernier lobe se trouve situé dans l'intérieur même du corps). A son extrémité gauche, la veine transverse arrive presque à angle droit sur le bord de la branchie; là elle se divise brusquement en deux parties situées dans le prolongement l'une de l'autre : celle qui va en avant atteint bientôt la partie libre de la branchie et reçoit alors un vaisseau qui vient de la partie antérieure du manteau et qui a côtoyé le tranchant de cette lame, qui réunit la branchie au manteau proprement dit. *Cette veine transverse est l'équivalent morphologique du sinus basi-branchial de l'Haliotide.* Ce dernier canal, en effet,

(1) A gauche, sur la figure.

était, comme la veine transverse, situé immédiatement en avant du sac papillaire, à la face inférieure du rectum; il recevait le sang principalement du rein droit et se divisait en deux branches en arrivant à la branchie. La seule différence tient à la disparition de la branchie droite : ce qui se passait des deux côtés chez l'Haliotide se manifeste seulement à gauche dans le Turbo.

Cela posé, remarquons que chez l'Haliotide, et même à un moindre degré chez la Fissurelle, le sinus basi-branchial n'est pas, à proprement parler, compris dans l'épaisseur du manteau : il forme une *lame transversale* qui réunit les deux bords afférents de la branchie en s'insérant en son milieu sur la cheminée anale, et partage ainsi en deux étages le fond de la cavité palléale.

Or, chez le Turbo, l'avortement de la branchie droite a eu pour conséquence la diminution de l'espace compris à droite entre le rectum et le corps; d'autre part, le canal papillaire s'étant développé considérablement, le sinus compris dans la lame en question se trouve refoulé en avant, et en même temps, le point de soudure de la lame elle-même avec le manteau est reporté à gauche du sac papillaire. Ce que nous apercevons en regardant la portion gauche du plafond de la cavité palléale, ce n'est pas le manteau lui-même, mais une lame surajoutée au manteau, et unissant celui-ci au bord afférent de la branchie. Cette lame se termine un peu en arrière de la pointe de la branchie elle-même, de sorte que, dans sa portion antérieure, le vaisseau afférent est libre comme chez l'Haliotide. Quant à la glande à mucus du Turbo, elle ne correspond probablement pas d'une manière absolue à celle de l'Haliotide, car elle serait dans l'étage supérieur de la cavité palléale, c'est-à-dire dans ce cul-de-sac profond qui s'étend à gauche entre la branchie et le manteau proprement dit. Elle est donc par suite surajoutée. Nous savons avec quelle facilité cette région devient plus ou moins glandulaire; d'ailleurs il est à remarquer qu'elle ne l'est pas chez les Trochidés et dans le Turbo niger.

d. Stomatellidés. — L'examen de deux types de la famille si peu connue des Stomatellidés vient ajouter une preuve de plus à l'appui de cette manière de voir. Les Stomatelles sont des Prosobranches très exactement intermédiaires entre les Turbo et les Haliotides. Le Muséum possède une intéressante collection de coquilles de ce groupe où les transitions les plus graduelles sont ménagées. Dans quelques formes de *Stomatella annulata* la coquille est aplatie, le tortillon est très réduit, et il y a même une carène à saillies représentant la ligne de trous de l'Haliotide. Dans d'autres formes la coquille devient turbinée, profonde, et la surface de symétrie disparaît complètement. Il n'y a pas d'opercule. Le muscle columellaire présente des variations de grandeur du même ordre. Les organes palléaux sont particulièrement intéressants. Ils sont assez voisins de ceux du *Turbo*. La branchie droite a disparu, mais la cavité palléale est réduite comme chez l'Hadiotide par suite du grand développement du muscle columellaire. La branchie est longue et bipectinée et son support branchial n'est libre qu'à la pointe. La lame dont nous nous occupons est aussi étendue en avant, bien plus que l'Haliotide. Le ganglion branchial se voit sans dissection. Que devient la glande à mucus dans ces formes intéressantes? Chez la *Gena nigra elle n'existe pas*; le toit de la cavité palliale est très étroit, et le rectum est accolé à la branchie. Chez *Stomatella annulata* au contraire, la cavité palléale s'élargit, mais le rectum reste voisin de la branchie. Il est très long et se recourbe de manière à limiter à droite et en avant un large espace : c'est là que se développent les feuillets mucipares. La glande à mucus est donc ici à droite de la branchie dont elle est séparée par le rectum. Cette situation ne doit pas nous étonner. C'est une preuve à l'appui du fait que nous démontrons en ce moment, à savoir que les feuillets mucipares peuvent se développer en effet partout où existe un espace libre sur le plafond de la cavité palléale : la glande à mucus n'est pas en effet un organe distinct, homologue à lui-même. — Quant à la veine transverse, elle se

voit facilement dans les deux types : elle est courte, part du rectum et va à la branchie qu'elle atteint vers son milieu. En arrière d'elle est le canal papillaire, très allongé comme chez les Turbonidées.

e. Trochidés. — Le type auquel appartient le manteau des Trochus est très voisin de celui du Turbo, et les différences qui se manifestent entre les diverses espèces sont de même ordre que celles qu'on trouve entre les deux genres. Pourtant on reconnaîtra toujours un Trochus à ce que la glande à mucus n'est pas délimitée, comme dans le Turbo : parfois même elle n'est pas différenciée en tant qu'organe glandulaire. — Examinons d'abord le *Trochus Ziziphinus* (fig. 82). Dans cette espèce, le canal papillaire est très allongé ; l'on voit nettement la veine palléale transverse creuser un sillon dans l'épaisseur du rectum, au point où celui-ci disparaît en arrière sous les deux reins qui sont disposés côte à côte. Après avoir côtoyé à gauche le canal papillaire, entre celui-ci et le rein droit, la veine, qui, nous le savons, sort de ce dernier organe, contourne la portion antérieure du sac papillaire, remonte un peu en avant le long du rectum, traverse le manteau en faisant quelques sinuosités et débouche dans la veine afférente de la branchie qui est beaucoup plus grosse qu'elle-même. Sur son trajet elle est en relation, en avant et en arrière, avec plusieurs canaux disposés très obliquement et sur chacun desquels s'est développée une lamelle glandulaire. Celles de la partie antérieure atteignent le rectum ; les autres parcourent l'espace quadrilatère limité par la branchie, le canal papillaire, la veine branchio-cardiaque et la veine transverse, ils sont repris par un vaisseau qui mène en définitive le sang à la branchie, sauf une petite portion qui évite cet organe et va directement à la veine branchiale efférente (fig. 82, *Ve*). La direction des vaisseaux prouve que le sang de la portion antérieure *arrive* dans la veine transverse, tandis qu'il part de celle-ci dans la portion postérieure. Quant à la veine branchiale afférente, elle est peu développée en arrière, car la branchie ne s'étend pas

loin, malgré la grande distance du cœur. Il en résulte que la veine efférente (*Ve*) doit accomplir un assez long trajet, avant d'atteindre l'oreillette.

En somme, le manteau du T. Ziziphinus diffère peu de celui du Turbo : la glande à mucus a encore grossièrement la forme d'un losange, mais elle est mal délimitée.

Chez le *T. cinerarius*, nous ne trouvons plus de lamelles mucipares, ou du moins elles sont peu développées. La veine transverse se bifurque au milieu de son trajet ; la branche postérieure, de beaucoup la plus courte, perd bientôt son individualité et se divise rapidement ; la branche antérieure se confond avec la veine branchiale afférente.

Dans le *Monodonta monodon* (fig. 81) la bifurcation se fait très près de l'orifice du sac papillaire. La branche antérieure est d'abord transversale, puis se réfléchit en avant en formant la veine branchiale afférente ; dans celle-ci aboutissent une multitude de vaisseaux transversaux qui ont traversé le manteau, même en avant de l'anus. Cette veine se confond en même temps avec la veine palléale antérieure, que nous avons vue distincte chez le Turbo, où elle côtoyait le bord du support branchial. La branche postérieure se divise rapidement en canaux transversaux, du côté antérieur ; ces canaux sont parallèles à d'autres qui sont issus de la veine branchiale afférente antérieure : et le tout, au moment d'arriver à la branchie, se résout en un système anastomosé établissant la continuité d'une extrémité à l'autre de la branchie.

Enfin dans le *Trochus magus*, il n'y a pour ainsi dire plus de veine transverse : le coude que faisait celle-ci est redressé, et la branche antérieure de la veine rénale afférente, dès son passage sur le rectum, se tourne en avant et côtoie cet organe pendant un assez long trajet ; la branche postérieure se rapproche beaucoup du canal papillaire, et, dès sa naissance, donne, toujours du côté antérieur et gauche, des rameaux transversaux aussi volumineux que ceux qui sont issus de la veine antérieure. Ici encore nous trouvons un

réseau d'anastomose près de la branchie. Ajoutons que le sac papillaire est bien plus court que dans les Turbo ; et que c'est la portion moyenne de la branchie qui est la plus développée.

Pour passer aux Monotocardes, nous n'avons plus qu'un pas à faire. Nous savons, par les recherches de M. Perrier, que dans ces animaux il n'existe pas de canal papillaire : d'autre part, le lobe antérieur du rein des Trochidés a disparu graduellement, et c'est le lobe postérieur qui, en se développant, devient le rein des Monotocardes, la veine rénale efférente pourra donc sortir tout au fond de la cavité palléale : C'est ce qui a lieu en effet. Les lacunes du rein aboutissent dans deux grandes lacunes efférentes qui suivent les deux côtés latéraux du rein et se réunissent à son angle antérieur pour arriver enfin au sinus branchial afférent.

Nous avons ainsi, par le simple examen de quelques types et sans aucune hypothèse, établi des transitions graduelles entre l'appareil veineux palléal des *Diotocardes* et celui des *Monotocardes* inférieurs, et démontré qu'il n'existe entre ces deux types *aucune différence essentielle* relativement au cours du sang dans les lacunes du manteau et des organes voisins. Ajoutons que chez les Trochidés, on trouve constamment, à droite du rectum, entre celui-ci et le corps, un sinus parfaitement net, communiquant en arrière avec les sinus abdominaux, et par le côté avec les lacunes du corps et du rectum, et par là avec celles de la glande à mucus, c'est par là que peut passer le sang qui ne traverse pas le rein pour arriver aux branchies.

f. Néritidés. — Nous sommes obligés d'interrompre la série que nous sommes en train d'étudier et de renvoyer l'étude des Monotocardes après celle des Néritidés, de manière à compléter ainsi l'examen des Diotocardes. J'ai injecté plusieurs *Navicelles* bien conservées provenant de la collection du Muséum (fig. 84). Je rappelle que dans ces animaux le manteau présente un muscle en fer à cheval affectant la symé-

trie bilatérale. Les viscères sont au contraire disposés dissymétriquement, et s'étendent très avant vers la droite, de sorte que la cavité palléale présente une pointe très prononcée du côté gauche. Le manteau déborde tout autour du muscle columellaire et forme une colerette continue. En arrière de la cavité palléale existe une large poche transversale, isolant en arrière presque complètement le foie et l'estomac; elle a pour paroi postérieure une fine membrane qui limite en avant le foie et l'estomac (nous verrons plus loin quelle est sa signification), et pour paroi antérieure l'enveloppe du rein.

L'intestin à sa sortie du cœur suit su rla face dorsale de l'animal, cette poche dans toute sa longueur et aboutit à une masse rectale extrêmement volumineuse, où existent diverses glandes dépendant probablement de l'appareil génital. Les injections poussées par la cavité générale ou aux environs de la ligne de soudure du muscle avec la collerette en question, mettent en évidence un appareil veineux peu différencié.

Au milieu de la cavité palléale, vers la ligne médiane, existe un large sinus transversal V/, qui réunit la branchie à la masse recto-génitale. C'est le sinus afférent branchial.

Il est en relation avec le réseau lacunaire du rectum, développé surtout du côté gauche, avec une lacune abdominale qui accompagne l'intestin dans son trajet dorsal et transversal et qui n'est pas visible sur la figure. Le sinus branchial reçoit, par un vaisseau Vr, le sang du rein qui de ce point se dirige en arrière et à gauche, mais sa branche la plus importante est un sinus abdominal bien indiqué qu'on aperçoit nettement à la face inférieure de la masse rectale qui est traversée par lui en écharpe. Ce sinus aboutit au fond de la cavité palléale, à l'angle de droite, et là rencontre en même temps le foie et le muscle en fer à cheval. On arrive ainsi à une lacune vaste et indistincte qui occupe toute la région viscérale, et que je n'ai naturellement pas tenté de figurer. Il existe cependant une veine très distincte qui contourne tout le nucléus, en se tenant à la partie superficielle et dorsale vers la gauche;

passe contre le rein vers le fond de la cavité palléale, et aboutit à l'entrée droite du sinus rectal dont nous avons parlé. Quant au manteau lui-même, il ne possède pas de vaisseaux proprement dits; le sinus le mieux indiqué est celui qui court en dedans du muscle palléal gauche, tout à côté du vaisseau branchial efférent; il est en relation en arrière avec les lacunes abdominales, et se résout, en avant du point d'attache de la branchie, en une multitude de lacunes qui traversent le manteau, s'arrêtent à un demi-centimètre environ de son bord antérieur. Le sinus similaire du côté droit s'injecte beaucoup moins facilement; c'est une lacune mal déterminée. Il n'en existe pas moins un réseau acunaire à droite du manteau, mais il dépend de la branche antérieure du sinus branchial (V*a*).

Il reste à indiquer en quoi consiste l'irrigation de la branchie. On sait que cet organe est bipectiné et relié au manteau à droite et à gauche dans toute sa moitié postérieure. Le sang lui arrive par le large sinus transversal que nous avons signalé, et de là se distribue aux lamelles par deux vaisseaux bien endigués, l'un en avant, l'autre en arrière. Il revient au cœur par une veine branchiale qui, même dans la partie soudée de la branchie, ne me semble pas communiquer avec le sinus qui lui est parallèle. Il est à remarquer que la veine afférente, aussi bien que la veine efférente, débouche dans l'oreillette, qui n'est en somme qu'une vaste poche contenant à la fois les deux vaisseaux. Une partie du sang peut donc aller au cœur sans être artérialisée.

Le *cœur* muni de deux oreillettes est semblable à celui de la Néritine. L'oreillette droite est une fine languette déchiquetée, reportée en arrière. Le ventricule est traversé par le rectum.

Il n'y a rien dans cet animal qui puisse passer pour un vaisseau circumpalléal; les deux lames du manteau sont étroitement appliquées l'une sur l'autre, et le réseau lacunaire est peu développé. Il ne se manifeste avec quelque régularité que dans le voisinage des deux sinus longitudi-

naux déjà signalés, vers la gauche, en avant du point d'insertion de la branchie et vers la droite sous la cheminée anale.

L'appareil veineux de la *Neritina Oweni* rappelle celui de la Navicelle, avec des modifications tenant à la disposition un peu différente des organes.

Ici en effet le muscle columellaire n'est pas en fer à cheval; d'autre part l'intestin, avant d'arriver au cœur forme une anse très développée qui va se loger sur la gauche entre la branchie et le cœur. L'intestin retourne alors en arrière, tourne à angle droit, traverse le ventricule, et borde, comme chez la Navicelle la portion dorsale de la poche qui sépare le foie du rein. On voit ici nettement la nature de la membrane qui forme le plancher postérieur de cette poche; c'est simplement une sorte de péritoine qui enveloppe toute la partie du tube digestif située en dehors de la cavité générale antérieure. Cette membrane tapisse l'anse antérieure ci-dessus signalée, se réfléchit en arrière autour du foie et de l'anse intestinale qu'il contient, et en avant autour de l'anse transversale qui traverse le cœur, et s'accole alors à la membrane périrénale pour former le plafond de la cavité qui divise le corps en deux régions. Autour de l'anse transversale, cette lame conjonctive s'épaissit et loge une lacune sanguine.

Le système veineux est encore bien plus dégradé que chez la Navicelle, nous ne trouvons guère comme espèce pouvant mériter le nom de sinus que la branche transversale unissant la branchie au rectum.

Le sang s'amasse de préférence autour et en arrière de ce dernier ainsi que dans les environs de l'anse intestinale antérieure.

Cette dégradation s'exagère encore dans la *Neritina fluviatilis :* chez cet animal le manteau est presque entièrement *parenchymateux;* il est impossible de distinguer un autre canal que le sinus afférent branchial.

En somme, dans l'appareil circulatoire palléal des Néri-

tidés, nous avons à remarquer surtout l'importance du sinus branchial afférent. Il est manifestement analogue à la veine basi-branchiale de l'Haliotide, comme on peut s'en convaincre en comparant les figures 80 et 84. Les veines rénales efférentes sont bien représentées dans les deux cas. Mais ici une faible partie seulement du sang venant des lacunes abdominales traverse le rein ; le reste va directement du sinus abdominal à la branchie. Ce fait est intéressant en ce qu'il rapproche un peu les Néritidés des Monotocardes ; il n'a rien qui doive nous surprendre, puisque la réduction extrême de l'oreillette droite est aussi un acheminement dans le même sens.

§ 2. — Système veineux palléal des Monotocardes.

a. Paludine. — Il existe dans le manteau de la Paludine plusieurs grands sinus longitudinaux, très inégaux comme importance et comme différenciation. Citons tout d'abord un espace étroit assez mal endigué qui s'étend à gauche du rectum tout le long de cet organe (sinus rectal). A côté se trouve la région correspondant morphologiquement à la glande à mucus ; elle est très large (1 demi-centimètre chez les grands individus) et sillonnée de canaux transversaux ramifiés parfaitement visibles. Ces canaux mettent en communication le sinus précédent avec le vaisseau branchial afférent. En avant et en arrière, les canaux transversaux deviennent plus nombreux, plus étroits, plus mal définis, et aboutissent au tissu parenchymateux qui remplit antérieurement et extérieurement l'épaisseur du manteau dans toute sa largeur.

Le vaisseau branchial afférent est parfaitement net : il est recouvert dans toute sa longueur, mais sur la moitié seulement de sa largeur, le bourrelet épithélial proéminent que j'ai décrit précédemment avec détail (voir III[e] partie, ch. III). De l'autre côté de la branchie, le vaisseau efférent n'est pas moins délimité. Le réservoir où aboutit la majeure partie du sang du tortillon se trouve comme d'habitude à

la partie postérieure de la cavité palléale, vers la droite. Ici ce sinus du foie est situé au point de jonction du rectum, du rein, du canal rénal efférent et de l'oviducte chez la femelle. Il est bien endigué et donne naissance à plusieurs canaux qui se portent en avant. Le premier se trouve à droite, dans une simple lacune qui circule le long de la ligne de jonction du manteau jusqu'à la hauteur de l'anus; il est surtout bien développé chez la femelle. Chez le mâle, il existe encore, mais plus indistinct. Le second suit obliquement vers la gauche le contour antérieur du rein et récolte le sang de cet organe. Il est beaucoup mieux endigué. Il est accompagné par de nombreuses ramifications du troisième canal, et va se perdre dans les lacunes de la glande à mucus et dans le vaisseau branchial afférent. Le troisième canal se voit sur toute la longueur du conduit rénal efférent. Ce n'est autre chose que l'artère rectale. Il envoie vers la droite des rameaux qui aboutissent en définitive à la lacune précédente, et vers la gauche d'autres branches plus importantes qui se portent transversalement et se ramifient à leur tour sur toute la surface du rectum. Les artérioles qui se trouvent sur la paroi séparant le dernier organe du conduit efférent du rein vont s'unir sur la face dorsale du manteau avec les ramuscules provenant du sinus génital. Le canal rénal efférent est ainsi entouré de toutes parts d'un réseau vasculaire parfaitement net. A leur tour, les canalicules qui ont continué leur trajet sur la face ventrale du rectum s'anastomosent avec ceux qui constituent le réseau de la glande à mucus.

On remarque, si l'injection a été poussée un peu fort, que l'ensemble du manteau se colore d'une teinte uniforme qui cependant ne masque pas la présence de véritables conduits. C'est que l'ensemble du parenchyme est creusé de nombreuses lacunes qui communiquent entre elles et avec toutes les parties du système de sinus et de vaisseaux. Ces lacunes sont particulièrement développées dans la région de la glande à mucus, et les canaux de cet organe s'ouvrent large-

ment dans le parenchyme. Des communications analogues sont établies entre le sinus rectal, le système artériel du rectum, de l'uretère et le système lacunaire qui contourne le rectum, entre le sinus marginal de droite et le corps, et aussi entre le corps et la veine branchiale efférente.

On voit en résumé que la Paludine nous montre à la fois, suivant les régions considérées, tous les degrés de différenciation du système veineux : sinus bien endigués, réseau lacunaire et tissu spongieux. Observons en outre qu'il n'existe pas de veine circumpalléale.

b. Littorinidés. — L'appareil veineux palléal de la Littorine et de la Bithynie ne présentent qu'un fait intéressant, c'est la disparition de ces grands sinus longitudinaux qui s'étendent le long de la branchie et du rectum dans les types précédemment étudiés : *le sang arrive au rein par de gros vaisseaux qui partent du rectum, au même point où arrivent les sinus abdominaux;* il en sort par deux canaux parallèles, suivant la glande hématique, et de là vont à l'oreillette. La plus grande partie du sang du rein évite ainsi le trajet de la glande à mucus et de la branchie. Inversement une grande portion du sang du sinus abdominal évite à son tour le trajet du rein. Arrivés sur le rectum, les sinus abdominaux se résolvent en une multitude de lacunes formant un réseau compliqué dans tout le manteau jusqu'à sa partie antérieure; c'est de ce réseau que partent directement les lacunes des feuillets branchiaux, sans l'intermédiaire d'une veine afférente. L'examen microscopique de ces espaces, fait après une injection à la gélatine, montre qu'ils sont très étendus, largement anastomosés, et circonscrits par des îlots de cellules plasmatiques qui ne sont guère volumineux que vers le bord antérieur : de sorte que le manteau des Littorinidés peut contenir une masse de sang très considérable.

c. Monotocardes pourvus de poumons. — Deux genres de Monotocardes sont dépourvus de branchie et peuvent respirer l'air en nature : ce sont le *Cyclostome* et le *Cyclophore*. Il faudrait ajouter l'*Ampullaire*, qui, on le sait, possède une

branchie et un poumon. L'organe qu'on appelle quelquefois poumons, dans les deux types dont je m'occupe ici, est difficilement comparable au poumon des Pulmonés proprement dits, qui est clos en avant et communique avec l'extérieur par un simple orifice (pneumostome). On sait que Jhering considère ce sac comme une simple dilatation du conduit excréteur du rein.

M. Garnault a décrit récemment avec une grande exactitude la circulation palléale du Cyclostome ; il retrouve à sa place ordinaire la branchie rudimentaire déjà connue par Moquin-Tandon. Le sang arrive au manteau par deux voies : les unes viennent du rein et se réunissent dans une veine qui contourne cet organe et débouche dans l'oreillette au même point qu'un autre vaisseau : ce dernier recueille le sang qui a circulé dans le réseau du manteau et arrive des lacunes du rectum. Rien n'est plus simple, on le voit, que cet appareil.

Le manteau du *Cyclophore* est irrigué d'une manière toute différente. On aperçoit à sa surface de gros canaux, au nombre de cinq ou six, communiquant entre eux par des branches plus petites; ce sont là de véritables vaisseaux et non plus des lacunes comme dans le cas précédent : on peut en effet les isoler par la simple dissection. Ces canaux, plus ou moins parallèles au bord du manteau, aboutissent à une masse spongieuse très volumineuse, qui occupe toute la région postérieure et une partie du bord gauche de la cavité palléale. Ce n'est autre chose que le *rein* qui déborde même sur le péricarde et le recouvre presque complètement. En ouvrant le péricarde pour mettre le cœur à nu, on s'aperçoit qu'un seul des vaisseaux palléaux aboutit à l'oreillette : ce n'est même pas le plus volumineux ni celui qui est le plus voisin du bord du manteau : celui-ci passe en effet entre le cœur et le muscle d'attache du manteau, et pénètre dans la partie débordante du rein, tandis que les quatre ou cinq vaisseaux restants se rendent à la masse principale du rein sur son bord droit. Le sang qui a traversé le rein se rend donc au poumon par ces voies multiples et arrive au cœur

par un unique vaisseau qui à première vue ne se différencie pas des précédents : c'est le second à partir du bord antérieur du manteau. La masse du sang qui va directement du rectum au poumon ne paraît pas considérable, car entre ces deux organes s'étend jusqu'à l'anus une bandelette spongieuse, dans laquelle on voit avec difficulté une lumière centrale et qui se rattache en arrière au rein, dont elle paraît être le canal excréteur. Il est donc probable que la plus grande partie du sang qui va respirer dans le poumon, a traversé le rein qui s'étend comme une barrière entre cet organe et les sinus abdominaux. Cette disposition différencie profondément le Cyclophore des Cyclostomes et le rattache plutôt aux Diotocardes. Il est du reste remarquable que par l'étude du système nerveux M. Bouvier est arrivé à une conclusion analogue. Tandis que le système nerveux du Cyclostome est nettement un système nerveux du Ténioglosse bien différencié, avec ses ganglions parfaitement séparés, celui du Cyclophore rapproche bien plus cet animal des Diotocardes que des Monotocardes, la Paludine exceptée : « Les Cyclophoridés sont les Prosobranches dont le système nerveux est le plus voisin de celui des Rhipidoglosses chiasteneures : il n'en diffère que par des détails extrêmement faibles... Aussi les affinités des Cyclophoridés avec les Turbonidés ou les Trochidés s'affirment avec la plus grande netteté. » Il subsiste encore cependant, il faut l'avouer, des différences capitales : le cœur n'a qu'une oreillette et n'est pas traversé par le rectum, et rien ne rappelle la présence d'une veine transverse que nous avons vue si constante chez les Diotocardes. Ces deux faits sont peut-être une simple conséquence de la disparition de la branchie ; en tout cas, ils sont liés intimement.

d. Semi-proboscidifères. — Le système veineux palléal de de la *Natice* est au contraire très différencié. Il présente plusieurs traits de ressemblance avec les Diotocardes et notamment avec certains Trochidés.

Comme d'habitude, il existe une vaste poche au commen-

cement du tortillon, débordant d'une part en arrière sur le foie et en avant sur le rectum. Les lacunes abdominales qui y aboutissent sont relativement bien endiguées et quelques-unes sont des sinus assez nets et régulièrement ramifiés. Le sinus transversal qui réunit le sinus abdominal antérieur à la cavité générale est large et peu délimité, de même que le sinus marginal droit qui s'injecte bien surtout chez les femelles. Les autres canaux sont de véritables veines et leurs ramifications conservent encore le caractère de vaisseaux.

L'*artère rectale* qui se trouve assez profondément enfouie entre le rectum et le conduit génital chez la femelle envoie vers la gauche des rameaux disposés par paires à des distances régulières. Ils se portent tous vers la gauche et passent les uns au-dessus, les autres au-dessous du rectum de manière à envelopper presque complètement cet organe. Du côté opposé, l'artère rectale ne fournit pas de branche.

Elle ne s'ouvre pas dans le parenchyme spongieux environnant qui s'injecte difficilement et dépend du système du sinus marginal droit. Les artérioles se divisent sur le rectum, perdent le caractère vasculaire et cessent d'être isolables avant d'atteindre le bord gauche de cet organe. L'artère elle-même se perd en atteignant la cheminée anale.

Les connexions vasculaires entre le sinus abdominal antérieur et la veine branchiale afférente ne sont pas moins nettes.

Elles se font par deux *veines transverses* qui prennent naissance au même niveau et qu'on voit l'une sur la face ventrale, l'autre sur la face dorsale. Elles contournent toutes deux le rectum, côtoient le bord antérieur du rein, se réunissent juste à l'angle gauche de ce dernier et aboutissent par un large trou commun dans la veine palléale afférente vers le milieu de sa longueur. Elles reçoivent le sang du rein par des vaisseaux nettement délimités.

Les canaux sanguins de la glande à mucus sont de simples lacunes ramifiées et mal délimitées surtout dans la région postérieure un peu en arrière du niveau de la cheminée anale;

on voit cependant ces lacunes se régulariser un peu; les branches principales s'unissent plus ou moins obliquement pour donner naissance à un sinus qui court obliquement sur la face dorsale, croise la cheminée anale et vient se confondre, près des parois du corps, avec le sinus marginal droit. En avant de cette région la veine branchiale perd de plus en plus son caractère vasculaire, et, par un large réseau peu distinct va s'anastomoser avec le système de la *veine circumpalléale*.

Celle-ci est le vaisseau le plus facile à injecter et à observer de tout le système. On la voit sortir de la paroi du corps, sur la gauche, par deux racines dont la postérieure est la plus importante. Celle-ci donne en arrière de petits rameaux dirigés vers l'organe olfactif et une branche plus importante et absolument constante dont les dernières ramifications atteignent la pointe antérieure de la branchie. Dès l'union des deux racines la veine palléale n'est plus un canal unique, mais tout le long du bord du manteau serpente un lacis vasculaire formé par l'anastomose de deux ou trois gros troncs gardant chacun l'aspect vasculaire. Des branches sont envoyées à angle droit en avant et en arrière. Les dernières aboutissent après un trajet relativement long au réseau lacunaire dépendant de la veine branchiale. A gauche le réseau vasculaire présente des mailles de plus en plus serrées et irrégulières ; les canaux sont plus étroits et plus sinueux. Le tout aboutit tout à fait sur la droite au réseau de lacunes des parois du corps et du sinus marginal droit. A gauche de la branchie, les communications lacunaires entre le corps et le vaisseau efférent me semblent extrêmement difficiles et il n'y a pas lieu d'admettre l'existence d'un sinus marginal droit différencié. En coupe on observe facilement que toute cette région est caractérisée par le tissu conjonctif formé de cellules vésiculaires ; ce tissu ne présente pas d'interstices sanguins autres que celui qui entoure le nerf olfactif très volumineux dans le cas actuel, celui qui s'étend le long du nerf central de l'organe olfactif, et ceux qui établissent la communica-

tion entre le précédent et le vaisseau branchial efférent.

e. Proboscidifères Siphonostomes. — Dans ce groupe j'ai étudié la Cassidaire et la Ranelle. Le système veineux palléal de ces deux types est du reste absolument semblable. De chaque côté du rectum se trouve un large sinus qui n'est bien évidemment qu'un espace laissé libre entre les deux lames du manteau et le rectum ; ces deux sinus sont irréguliers, anfractueux et mal limités par du tissu conjonctif spongieux. Du fond de celui de droite on aperçoit l'artère rectale. En avant le sinus de droite est bien mieux indiqué en avant qu'en arrière, et il offre alors les caractères d'un sinus bien limité, tandis qu'en arrière il s'aplatit et sa cavité s'emplit d'un tissu lâche et spongieux. Les canaux de la glande à mucus, qu'il existe des lamelles (Ranelle) ou simplement des replis peu prononcés (Cassidaire), ont une lumière tout à fait libre et forment un réseau bien limité en avant et en arrière par les lignes transversales à partir desquelles l'épithélium devient plus faiblement mucipare : dans ces deux régions (antérieure et postérieure) se trouve un tissu très ferme à lacunes irrégulières : les fibres musculaires y sont abondantes. Les veines branchiales afférentes et efférentes sont très larges, et il existe de plus un sinus marginal gauche au point de soudure du manteau et du corps. Il n'existe pas de veine circumpalléale ; mais chez la Ranelle on trouve un sinus qui sort du corps près du siphon et se dirige vers le bord du manteau ; il se termine après un court trajet.

f. Rachiglosses. — Ce groupe ne présente rien de particulièrement intéressant ; chez les Murex, Buccinum, Purpura, on trouve, plus ou moins développés, les sinus longitudinaux que nous venons d'énumérer. Notons seulement que, lorsque la glande à mucus est dépourvue de feuillet, ce qui est le cas de la Purpura, la veine branchiale afférente est située assez loin de la branchie et communique avec celle-ci par un système de canalicules parallèles.

§ 3. — Résumé.

Le point le plus important mis en lumière par cette étude est relatif aux transitions entre les Diotocardes et les Monotocardes. Chez la *Fissurelle* le sang veineux qui a traversé le rein tombe dans un sinus *basi-branchial*, situé à la base des deux branchies au-dessous du rectum : ce sinus s'élargit chez l'*Haliotide* et passe un peu en avant de manière à former une lame qui partage en deux étages le fond de la cavité palléale ; une petite portion de chacune des branchies reste en arrière de ce sinus, qui continue à recevoir le sang du rein. Chez les *Turbonidés* et les *Stomatellidés* la lame en question avance encore bien davantage et rattache à la portion droite du manteau plus des deux tiers de la branchie. Le sinus basi-branchial devient alors une veine *transverse* qui fait encore suite à la veine efférente du rein et se divise en deux branches, l'une étant dirigée en avant et l'autre en arrière. Chez les *Trochidés* on assiste à une transformation graduelle en vertu de laquelle la veine transverse prend une direction longitudinale, et devient la veine afférente branchiale elle-même; des branches nombreuses et importantes partent à droite de cette veine dans la direction de la branchie.

On arrive ainsi aux *Monotocardes* où la veine en question reçoit non plus seulement le sang du rein, mais aussi celui des lacunes abdominales ; elle se rapproche généralement de la branchie, dont elle est encore séparée cependant par un espace notable dans quelques types (Purpura, etc.). En même temps le long du rectum d'un côté ou de l'autre, et le long du bord gauche du manteau, apparaissent encore parfois de nouveaux sinus, qui ne sont pas tout à fait constants.

Tous ces résultats peuvent être condensés dans une formule, déjà énoncée par M. Rémy Perrier et qui résume les relations du manteau avec les autres organes au point de la circulation veineuse. Le sang arrivant de la masse du corps ou des viscères abdominaux, traverse toujours le rein dans les Diotocardes inférieurs ; à mesure que l'on s'élève dans

la série, une partie de la masse sanguine tend à s'affranchir de ce trajet, et passe plus directement des lacunes dans la branchie par l'intermédiaire des sinus du rectum et de la glande à mucus.

Conclusions générales.

Les résumés que j'ai donnés à la fin de chaque chapitre me dispensent de revenir ici sur ce qui concerne la structure de chacun des organes palléaux dans les divers groupes de Prosobranches.

Ce dernier chapitre sera donc simplement consacré aux résultats généraux que l'on peut déduire de toute cette étude ; il comprendra deux parties :

1° Comparaison des divers organes palléaux entre eux, toute la série des Prosobranches étant considérée dans son ensemble ;

2° Application des organes palléaux à la phylogénie : leur importance comme base de classification ; transitions qui existent entre les divers types d'un même organe.

§ 1. — **Comparaison histologique des divers organes palléaux.**

A travers les variations nombreuses que présentent les organes palléaux dans les divers types, nous avons pu cependant, en comparant entre eux les tissus qui composent un même organe, démontrer que non seulement les organes homologues sont composés des mêmes éléments quelle que soit leur différenciation morphologique, mais aussi que d'une manière générale ces éléments appartenaient partout aux mêmes types, quels que soient les organes considérés. Précisons cet énoncé par quelques exemples.

Les éléments épithéliaux appartiennent à trois types : la cellule sécrétrice, la cellule indifférente (qui est généralement ciliée chez les Prosobranches), la cellule sensorielle.

Les éléments conjonctifs se ramènent à quatre formes : les

cellules multipolaires, les cellules plasmatiques, les cellules endothéliales et les cellules-fibres très allongées.

Les éléments nerveux ne diffèrent pas des deux formes décrites pour les autres organes par une foule d'auteurs :

Il y a des cellules ganglionnaires, c'est-à-dire multipolaires, présentant parfois quelques prolongements bien plus importants que les autres, et des faisceaux nerveux à noyau propre. Ce résultat présente un intérêt spécial parce qu'il s'applique aux réseaux nerveux qui se trouvent dans l'épaisseur de l'épithélium et qui étaient jusqu'ici mal connus.

Les éléments musculaires sont très fréquemment ramifiés; ils forment de longues bandelettes ou bien des trabécules courtes, à prolongements multiples, reliant deux lames conjonctives voisines.

Tous ces éléments se rencontrent pour la plupart, en tous les points du manteau, dans chacun des organes palléaux, quel que soit leur degré de différenciation : ce qui produit la différenciation d'un organe, sa spécialisation fonctionnelle, c'est l'accumulation de certains éléments de chacune des catégories. Ceci n'est pas une simple vue de l'esprit; ce n'est pas non plus une vérité évidente : c'est un résultat qui n'a de valeur que comme résumé d'observations positives que nous allons rappeler brièvement.

1° Les trois variétés de cellules épithéliales existent normalement sur le manteau ; mais, dans la région comprise entre le rectum et la branchie, les cellules glandulaires sont souvent bien plus abondantes que partout ailleurs, et la région devient spécialement sécrétrice. Une simple modification de l'épithélium amène la transformation de cette même région en glande à mucus. Cette accumulation d'éléments glandulaires est corrélative de la formation de replis augmentant la surface sécrétante, et la glande arrive à se localiser, à se délimiter nettement dans les types supérieurs.

2° La branchie, on le sait depuis longtemps, n'est qu'une suite de replis formés par la lame interne du manteau. Nous ajouterons que dans l'intérieur des ces replis existe un sys-

tème de fibres musculaires pouvant rapprocher ou écarter les deux lames et diminuer ou augmenter ainsi les espaces sanguins : cette disposition se retrouve dans tous les organes en lamelles, aptes à la fonction respiratoire. Au maximum de différenciation, les diverses régions d'un même feuillet sont, par suite de la localisation des divers éléments épithéliaux, soit sécrétices (bord afférent), soit sensorielles (bord efférent), soit simplement respiratoires : c'est évidemment cette dernière fonction qui domine.

3° Nous avons assisté à la formation graduelle d'un nouvel organe (organe de Spengel) dont les fonctions sont manifestement sensorielles. Il est dû à l'accumulation des cellules neuro-épithéliales sur un nerf, soit issu du ganglion branchial (Diotocardes), soit aboutissant à celui-ci (Néritidés, Valvée, Tecture) et persistant après la disparition de ce ganglion.

Les éléments en question ne sont pas différents de ceux qu'on trouve dans les autres organes palléaux, si bien qu'à mon avis, l'organe en question ne paraît remplir qu'un rôle de sensibilité générale ; mais, au maximum de différenciation l'abondance extrême des éléments nerveux et neuro-épithéliaux, l'apparition de cellules pigmentées, la localisation des groupes d'éléments prouvent que la sensibilité s'accroît, mais non pas forcément qu'elle se définit comme sensibilité tactile ou olfactive.

Comparés aux résultats acquis relativement aux tissus des Pulmonés, des Opisthobranches et des Acéphales, les observations que j'ai pu faire montrent certains points de concordance remarquable : les cellules neuro-épithéliales, caliciformes (sécretrices épidermiques), conjonctives, se ramènent sensiblement aux mêmes types dans tous les cas. Par contre, les cellules glandulaires *dermiques* manquent dans le manteau des Prosobranches. Nous avons vu qu'elles existent dans le pied de ces mêmes animaux.

§ 2. — Applications à la classification.

« Les classifications n'existent que dans notre esprit, » écrivait en 1887 M. Wegmann dans son travail sur la Patelle. Si j'admettais cette opinion, je me dispenserais certainement d'examiner quelle importance peuvent avoir les organes palléaux pour la classification des Gastéropodes ; j'éviterais ainsi de m'exposer aux reproches adressés quelquefois aux zoologistes qui terminent un travail d'anatomie comparée par un essai de classification nouvelle. Mais, à mon avis, les classifications qui ne sont que des vues de l'esprit ne sont pas des classifications, ce sont des systèmes.

Il n'est même pas besoin d'être partisan de la doctrine transformiste pour estimer qu'il existe dans la série animale des êtres ayant des affinités réelles, absolument indépendantes du zoologiste qui les examine, dont le rôle consiste simplement à débrouiller ces affinités. Or ce n'est pas au moyen d'un seul organe si important qu'il puisse être, que nous arriverons à ce résultat : la *méthode naturelle* date de près de cent ans ; et il est encore nécessaire aujourd'hui de la définir puisqu'elle ne semble pas universellement adoptée. Nous ne saurions donc trop insister sur ce que la classification d'un groupe doit être appuyée sur une connaissance complète de l'organisation et de l'embryogénie des principaux types de ce groupe ; si l'on s'en tient, pour déterminer les grandes coupures à l'examen d'un seul système, on s'expose à rapprocher des formes qui diffèrent par tous les autres caractères : le système nerveux ne fait même pas exception à cet égard.

Je ne trouve cependant en aucune façon regrettable que les zoologistes qui se sont occupés spécialement d'un système nous indiquent à quel résultat on arriverait si l'on classait les animaux d'après les variations de ce système : mais à une condition, c'est que cette classification sera toute provisoire, et servira seulement d'élément de discussion au moment où on tentera définitivement d'établir les affinités natu-

relles. D'autre part, un essai où il serait tenu compte de tous les résultats déjà acquis, et où s'ajouterait la connaissance d'un organe nouveau, me paraîtrait avoir réalisé un progrès sérieux et mériter une attention spéciale.

En ce qui concerne les organes palléaux, j'ai cherché à me tenir à l'abri de tout reproche de ce genre.

D'une part en effet, la branchie a déjà servi plusieurs fois de base de classification pour l'établissement de groupes importants (Cuvier, Spengel, Fischer, Bouvier). D'autre part, M. de Lacaze-Duthiers a émis plusieurs fois l'opinion que la fausse branchie pouvait peut-être rendre le même service.

C'est donc en toute sécurité que nous pouvons tirer de la partie descriptive de ce travail des conclusions taxonomiques et déterminer jusqu'à quel point les variations de la branchie et la fausse branchie permettent de rapprocher des types dont les affinités sont encore douteuses.

1° La distinction des branchies bipectinées et monopectinées a une importance capitale, parce qu'elle concorde manifestement avec les principaux caractères tirés des autres organes (1). En d'autres termes les groupes des *Aspidobranches* et des *Pectinibranches* concordent avec ceux des *Diotocardes* et des *Monotocardes*. Il y a cependant quelques exceptions. La Valvée a une branchie bipectinée, la plupart des caractères la rapprochent cependant des Ténioglosses. Chez les Patellidés, la branchie de la Tecture, comme le système nerveux dans son ensemble, nous conduiraient à maintenir ces animaux parmi les Diotocardes : le cœur et le rein nous les en feraient séparer ; en somme il y a encore doute.

2° Parmi les Diotocardes, en laissant à part le Patellidés ou Docoglosses, nous avons à considérer quatre sections : 1° Fissurellidés ; 2° Trochidés, Turbonidés, Phasianellidés ; 3° Haliotidés ; 4° Néritidés. Je ne crois pas que le groupement

(1) Je ne résume pas ici ces caractères qui ont déjà été présentés à diverses reprises dans les *Annales* depuis moins de deux ans. Voir les travaux de M. Bouvier et de M. R. Perrier.

en *Zygobranches* et *Azygobranches* proposé par Spengel et accepté par Bouvier soit satisfaisant. Tout d'abord, la dernière famille est tout à fait aberrante et ne saurait être rapprochée des Trochidés par le seul fait qu'on n'y trouve qu'une seule branchie, il faudrait alors mettre dans le même groupe les Tectures, et les séparer des Patelles.

Les Fissurelles ont aussi une organisation toute spéciale, qui les place tout à fait à la base de la série. Au contraire les Haliotidés et les Trochidés sont sensiblement au même degré de différenciation, leurs organes ont l'analogie la plus profonde; B. Haller, R. Perrier et Bouvier lui-même ont déjà insisté avec détail sur ce fait. Les Stomatelles, comme nous l'avons vu, font manifestement la transition. La seule différence consiste dans l'avortement d'une branchie et du ganglion correspondant chez les Trochidés; ce fait réalisé, toutes les autres modifications se déduisent d'elles-mêmes.

Dans le cas présent je crois donc devoir m'élever contre l'usage qui a été fait à tort du nombre des branchies comme base de classification. Si l'on veut cependant se servir de cet organe non plus en examinant s'il est unique ou pair, mais en observant son degré de différenciation, on arrive au même résultat que nous venons d'énoncer. La classification que je propose d'adopter comme la plus naturelle est donc celle à laquelle l'étude du rein a déjà conduit M. R. Perrier.

A. Scutibranches = Diotocardes = Aspidobranches = Rhipidoglosses.

1. *Fissurellidés* (Homonéphridés).

2. *Trochidés*, *Turbonidés*, *Haliotidés*, etc. (Hétéronéphridés).

3. *Néritidés* (Mononéphridés = Orthoneuroïdes).

B. Cyclobranches = Hétérocardes = Docoglosses.

Patellidés, *Tecturidés*, *Lepétidés*.

3° Pour passer des organes palléaux des Diotocardes à ceux des Monotocardes, il est naturel de supposer qu'il s'est produit une coalescence du manteau avec la lame qui chez les Trochidés prolonge le support branchial du côté du rectum :

les raisons qui me font admettre cette hypothèse sont tirées de l'appareil circulatoire et de l'organe de Spengel : par suite de cette soudure, les feuillets de la face supérieure de la branchie disparaissent et l'on a une branchie bipectinée : l'hypothèse ancienne qui consiste à envisager la branchie bipectinée comme formée de la soudure de deux branchies monopectinées symétriques, ne repose sur aucune observation sérieuse. Celle de Cuvier, d'Jhering, etc., qui considèrent l'organe de Spengel des Monotocardes comme une des branchies de l'Haliotide réduite à un état plus ou moins rudimentaire, est démentie définitivement par l'examen histologique de cet organe, qui démontre bien sa nature sensorielle. L'anatomie comparée nous montre d'abord qu'il se différencie à mesure qu'on s'éloigne des types inférieurs.

4° Dans l'intérieur du groupe des Monotocardes la branchie ne subit que des différences insignifiantes. La fausse branchie au contraire varie considérablement. Ses divers degrés de complication ont été déjà utilisés par M. Bouvier dans son essai de classification naturelle; ils concordent sensiblement avec les caractères tirés de la partie antérieure du tube digestif, du système nerveux et de la radula. La fausse branchie est filiforme chez les Rostrifères et les Proboscidifères Holostomes. Cependant des feuillets commencèrent à apparaître dans divers types des familles des Strombidés et des Cérithidés ; elle est bipectinée, et encore réduite chez les semi-Proboscidifères, bipectinée et très développée chez les Proboscidifères Siphonostomes, les Toxiglosses et les Rachiglosses. Je n'ai donc rien à changer à la classification adoptée par mes devanciers. J'ajouterai que chez la Paludine existent des invaginations rappelant celle de l'organe de Lacaze-Duthiers et constituées de même. On peut différencier les Ténioglosses et les Rachiglosses par l'examen des feuillets de la fausse branchie : chez les premiers existe une localisation des aires nerveuses et sanguines qui n'existe pas dans les derniers. Il n'y a d'exception que pour quelques types déjà aberrants à bien d'autres égards (Cyprée, Toxi-

glosses). Enfin les Naticidés me semblent faire nettement la transition entre les Rostrifères et les Proboscidifères. Ainsi s'affirme l'homogénité du groupe des Diotocardes.

Telles sont les considérations taxonomiques que j'ai cru pouvoir déduire de l'ensemble de ces recherches. Qu'il me soit permis en terminant d'appeler l'attention sur les vues que j'ai exposées plus haut relativement au rôle des types aberrants comme forme de passage.

J'ai cherché avant tout à ramener nos connaissances sur les organes palléaux, dont l'importance est reconnue depuis longtemps, au degré où elles étaient parvenues sur les autres organes du même groupe, et surtout des groupes voisins. Si j'ai réussi à trouver au point de vue histologique quelques faits nouveaux qui pourront facilement être généralisés, j'ai cru pouvoir laisser à côté quelques questions qui me semblent être spécialement du domaine de l'embryogénie. En un mot, ces recherches n'ont d'autre objet que d'ajouter un chapitre à l'histoire si compliquée et si délicate d'un des groupes les plus étendus et les plus intéressants du règne animal.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

N.-B. — Les numéros indiquant les figures sont toujours placés en bas et à la droite de la figure à laquelle ils se rapportent.

Br. Lamelles branchiales.
E. Epithélium.
F. Feuillet de l'organe de Spengel.
G. Ganglion.
GM. Glande à mucus.
I. Intestin.
L. Substance ponctuée de Leydig.
M. Couche musculaire.
N. Nerf.
R*n*. Réseau nerveux inter-épithélial.
S. Sinus sanguin.
Σ. Organe de Spengel.
a. Cellule nerveuse bipolaire.
b. Noyau propre du nerf.
cc. Cellule ciliée.
cq. Cellule pigmentée.
cp. Cellule plasmatique.
cr. Crête de la membrane de soutien (dans les feuillets de l'organe de Spengel).
e. Bord externe.
i. Bord inférieur.
l. Bord latéral (externe).
s. Bord supérieur.
fm. Fibre musculaire.
g. Cellule glandulaire (ou caliciforme).
m. Cellule nerveuse multipolaire.
ne. Cellule neuro-épithéliale.
np. Nerf principal.
ns. Branches secondaires du nerf.
r. Rameaux qui traversent la membrane.
t. Tête de la cellule neuro-épithéliale.
tt. Trabécules transversales.
x. Globules sanguins.

PLANCHE VI

ORGANE DE SPENGEL DE LA CASSIDAIRE.

Fig. 1. — Vue extérieure de l'organe de Spengel (fausse branchie bipectinée.

Fig. 2. — Schéma d'un feuillet (la première des branches secondaires n'a pas été figurée). — *mm*, fibres musculaires marginales. — *z*, espace sanguins.

Fig. 3. — Coupe légèrement oblique de l'organe olfactif, faite suivant la ligne AB de la figure 1. A gauche, elle intéresse un des feuillets; à droite, elle passe dans l'intervalle de deux feuillets consécutifs. — V, sinus sous-jacent au ganglion. — *c*, amas ganglionaires. — *f*, faisceaux de fibrilles longitudinales. — *y*, face inférieure du ganglion.

Fig. 4. — Coupe transversale d'un feuillet, faite perpendiculairement à l'une des ramifications secondaires *ns*.

Fig. 5. — L'une des grandes ramifications du nerf secondaire, *ns*, dans sa partie proximale (dissociation au ruthénium).

Fig. 6. — Terminaisons nerveuses (dissociation au ruthénium).

Fig. 7. — Cellules neuro-épithéliales isolées (les deux formes extrêmes).
Fig. 8. — Terminaisons nerveuses (imprégnation au chlorure d'or, coupe).
Fig. 9. — Cellules pigmentées,
Fig. 10. — Cellules ciliées de l'épithélium de la surface du ganglion, en *y* (fig. 3).
Fig. 11. — Fibres musculaires marginales (*mm*) et longitudinales (*ml*).
Fig. 12. — Un des éléments contractiles transverses avec sa gaine conjonctive (voir aussi les éléments analogues dans la *branchie*, pl. X).
Fig. 13. — Éléments étoilés du tissu conjonctif.

Toutes les figures de 3 à 13 inclus ont été dessinées aussi exactement que possible à la chambre claire.

PLANCHE VII

ORGANE DE SPENGEL DES DIOTOCARDES ET DES MONOTOCARDES.

NA. Nerf du bord afférent.
NE. Nerf du bord efférent (fausse branchie de Bouvier ou nerf respirateur externe de Lacaze-Duthiers).
NI. Nerf respirateur interne de Lacaze-Duthiers.
B*r*. Lamelles branchiales.
r. Réseau nerveux inter-épithélial.
cp. Épaississement principal de la membrane de soutien.
VE. Vaisseau branchial efférent.

Fig. 14. — Coupe du support branchial de l'*Haliotis*.
Fig. 15. — Coupe du support branchial de la *Fissurella costaria*.
Fig. 16. — Schéma du support branchial de l'*Haliotis* avec l'organe de Spengel.
Fig. 17. — Coupe de l'organe de Spengel au niveau AB de la figure 16. On y voit l'épithélium renflé en un bourrelet nettement limité, et un gros faisceau nerveux *r* traversant la membrane de soutien.
Fig. 18. — Coupe suivant CD. L'organe olfactif est passé sur le tranchant du support branchial. Les filets allant à l'épithélium sont moins volumineux. Réseau nerveux inter-épithélial. Structure du nerf.
Fig. 19. — Organe de Spengel du *Trochus magus*. La coupe est faite à un niveau qui correspond à la ligne CD de la figure 16.
Fig. 20. — Organe de Spengel filiforme de la *Littorina littorea*. *s*, région sensorielle.
Fig. 21. — Organe de Spengel du *Vermetus gigas*. Remarquer la grosseur des filets nerveux *r* et la localisation de la région sensorielle *ri*.
Fig. 22. — Organe de Spengel du *Cerithium vulgatum* (coupe).
Fig. 22*a*. — Disposition schématique des feuilets et des nerfs de cet organe.

PLANCHE VIII

ORGANE DE SPENGEL DES TROCHIDÉS ET DES MONOTOCARDES.

(Mêmes lettres que pour la planche VI).

Fig. 23. — Ganglion branchial du *Monodonta monodon*. G, ganglion; NE, nerf externe (organe de Spengel); NI, nerf interne; EP, épaississement principal; B*r*, lamelles branchiales.
Fig. 24. — Coupe transversale du précédent, au niveau AB (Mêmes lettres). Z, cellules constituant la matière de l'épaississement principal; *cp*, cellules plasmatiques.

Fig. 25. — Schéma général de l'organe de Spengel bipectiné des Monotocardes. — Les lamelles représentées sont celles de la *Ranella gigantea*.
Fig. 26. — Feuillet de l'organe de Spengel : *Cassidaria tyrrhena*.
Fig. 27. — Id. *Dolium galea*.
Fig. 28. — Id. *Buccinum undatum*.
Fig. 29. — Id. *Fasciolaria tulipa*.
Fig. 30. — Id. *Voluta scapha*.
Fig. 31. — Id. *Conus mediterraneus*.
Fig. 32. — Id. *Marsenia*.
Fig. 33. — Disposition des 3 nerfs longitudinaux du support branchial (*côté afférent*) chez l'*Haliotis tuberculata*.

PLANCHE IX

ORGANE DE SPENGEL : STROMBIDÉS, PALUDINE, PULMONÉS.

Fig. 34. — Organe de Spengel de la *Littorina littorea*. Son innervation.
Fig. 35. — Id. *Strombus gigas*.
Fig. 36. — Id. *Strombus bubonius*.
Fig. 36 *a*. — Terminaison de l'organe de Spengel près du muscle d'attache du manteau.
Fig. 37. — Id. *Pterocera lambis*.
Fig. 37 *a*. — Détail de l'organe de Spengel du *Pterocera :* portion α-β (fig. 37) grossie.
Fig. 37 *b*. — Id. L'une des arborescences encore plus grossies.
Fig. 38. — Organe de Lacaze-Duthiers du *Planorbis corneus*. G, ganglion; I, invagination épithéliale; S, sinus sanguin; *cp*, cellule plasmatique; *cp*, cellule pigmentée.
Fig. 38 *a*. — Relation des cellules ganglionnaires (*cg*) entre elles.
Fig. 38 *b*. — Relation des cellules ganglionnaires avec les cellules neuro-épithéliales (*nc*). Détail d'une cellule ganglionnaire. *n*, noyau; *n'*, nucléole; R, réseau de nucléine; C, corps de la cellule. L'élément représenté est celui qui est marqué *c* dans la figure 38.
Fig. 39. — Organe de Spengel de la Paludine, coupe faite parallèlement aux deux lames du manteau. Le nerf central *n* est coupé longitudinalement, et les invaginations épithéliales I transversalement. α, épithélium sensoriel.
Fig. 39 *a*. — Coupe transversale de l'organe de Spengel de la Paludine, faite perpendiculairement à la précédente. Mêmes lettres que précédemment.
Fig. 40. — Éléments épithéliaux d'une des invaginations de la Paludine. Relation des cellules ciliées (*cc*) et des cellules neuro-épithéliales (*nc*).
Fig. 41. — Éléments glandulaires (cellules mucipares et cellules ciliées) de la glande à mucus de la Paludine.

PLANCHE X

STRUCTURE DE LA BRANCHIE.

A. Bord afférent.
E. Bord efférent.
R*a*. Nerf du bord afférent.
R*e*. Nerf du bord efférent ou nerf principal.
E*p*. Épaississement principal de la membrane de soutien.

Fig. 42. — Lamelle branchiale d'*Haliotis tuberculata*, vue à plat. P, plis transversaux.
Fig. 43. — Lamelle branchiale de *Cassidaria tyrrhena*. X, amas spongieux.
Fig. 44. — Coupe transversale d'un feuillet de *Dolium galea*, près de la pointe du feuillet. On voit la différence des deux moitiés (afférentes et efférentes). Comparer avec les figures 19 et 46 pour voir l'analogie avec l'organe de Spengel et le bord afférent du support branchial des Trochidés.
Fig. 45. — Coupe transversale d'un des plis de la branchie de la *Littorina littorea*.
Fig. 46. — Coupe transversale du bord *afférent* du *Trochus magus*.
Fig. 47 *a* et 47 *b*. — Deux portions grossies de la zone efférente, montrant le réseau nerveux inter-épithélial (préparation au chlorure d'or).
Fig. 47 *c*. — La même préparation plus grossie. — *cg*, cellule ganglionnaire.
Fig. 48 *a*, *b*, *c*, *d*. — Détail des trabécules transversales, montrant les fibres musculaires et leur gaine conjonctive.

PLANCHE XI

GLANDE A MUCUS. — FORMATION DU MUCUS.

Fig. 49. — Coupe transversale de l'organe de la Pourpre (glande à mucus) de la *Purpura lapillus*, montrant qu'il n'y a qu'une couche de cellules. EI, épithélium externe.
Fig. 50 (α à θ). — Cellules glandulaires de la glande à mucus de l'*Haliotis tuberculata*. *o*, orifice de la cellule ; *n*, noyau ; *rp*, réseau protoplasmique ; *f*, filet d'attache (dissociation).
Fig. 51. — Glande à mucus de l'*Haliotis*. Un paquet de cellules ciliées.
Fig. 52. — Id. Relation des cellules ciliées et des cellules sécrétrices.
Fig. 55 (α à δ). — Éléments ciliés de la glande à mucus du *Buccinum undatum*.
Fig. 54. — Corps d'une cellule neuro-épithéliale de *Purpura*.
Fig. 53 et 55 *a*. — *Branchie de la Cassidaire*. Expulsion d'une cellule ciliée morte.
Fig. 56. — Id. Une cellule ciliée morte, peu de temps après son expulsion.
Fig. 57 (α, β, γ). — Id. Trois stades de l'expulsion d'une même cellule ciliée.
Fig. 58 α et β. — Deux stades de l'expulsion du contenu des cellules glandulaires.
Voir aussi les fig. 40 et 41, pl. IX.

PLANCHE XII

DIVERS ORGANES PALLÉAUX DES GASTÉROPODES.

(Mêmes lettres que pour la planche I).

Fig. 59. — Organe de Spengel de la *Patella vulgata*. X, organe cloisonné ; ξ, globules du sang.
Fig. 60. — Organe de Spengel de la *Bulla Hydatis*.
Fig. 61. — Schéma du manteau de la *Paludina vivipara*. OG, organes génitaux ; R, rectum ; B*m*, bourrelet mucipare.
Fig. 62. — Coupe transversale du bourrelet mucipare de la Paludine.
Fig. 62 *a*. — Éléments mucipares de ce bourrelet.
Fig. 63 *b*. — Éléments ciliés.
Fig. 64. — Bord du manteau de *Bulla Hydatis*.

Fig. 65. — Coupe transversale d'une lamelle palléale de *Patella vulgata*.

PLANCHE XIII

Fig. 66. — Système nerveux de *Tectura Fontainesi*. Le manteau a été fendu suivant deux lignes (*ab* et *cd*) et rabattu. Le bord a été coupé pour laisser voir le cœur. GC, ganglions cérébroïdes; GP, ganglions palléaux pédieux; GV, ganglions viscéraux; OS, organe de Spengel; *Br*, branchie; O, oreillette; V, ventricule; *nb*, nerf branchial; A, anses.

Fig. 67. — Coupe d'un des organes de Spengel de la *Tectura*. *n*, nerf; R*c*, renflement conjonctif.

Fig. 68. — Coupe d'un organe de Spengel de la *Lottia pellucida* vers le milieu du ganglion.

Fig. 69. — Coupe du même organe un peu plus en arrière. R*c*, renflement conjonctif.

Fig. 70. — Système nerveux et branchie de la *Valvata piscinalis* (A, GC, GV, OS, *nb*, *Br*, comme dans la figure 66), et de plus : B, bulbe buccal; OE, œsophage; GS, glandes salivaires.

Fig. 71. — Organe de Spengel de la *Valvata piscinalis*. CN, cellules nerveuses.

PLANCHE XIV

TISSU CONJONCTIF.

Fig. 72. — Tissu conjonctif lamineux (branchie de la *Cassidaire*). *f*, fibres conjonctives; T, trabécule musculaire.

Fig. 73. — Tissu compacte (support branchial de l'*Haliotis*). *cp*, cellules plasmatiques; *ce*, cellules conjonctives étoilées; *f*, fibres.

Fig. 74. — Tissu compacte de la branchie de la *Cassidaire*.

Fig. 75 α, β, γ. — Fibres conjonctives (branchie des *Chenopus*). *n*, noyau.

Fig. 76 α, β, γ. — Fibres-cellules du tissu compacte (support branchial de l'*Haliotis*).

Fig. 77 α, 6, γ, δ. — Cellules conjonctives multipolaires du même.

Fig. 78 α, β. — Cellules vésiculaires ou plasmatiques du même tissu.

Fig. 79. — Tissu du support branchial des *Trochidés*.

PLANCHE XV

SYSTÈME VEINEUX PALLÉAL.

C*p*, canal papillaire; R, rein; V*e*, veine branchiale efférente; V*ra*, V*re*, veines rénales afférente et efférente; V*t*, veine transverse; S*b*, sinus basi-branchial; O, oreillette; V, ventricule; R, rein; A, anses.

Fig. 80. — *Haliotis tuberculata*.

Fig. 81. — *Monodonta monodon*.

Fig. 82. — *Trochus ziziphinus*.

Fig. 83. — *Turbo rugosus*.

Fig. 84. — *Navicella Janelli*.

Fig. 85. — *Littorina littorea*.

Fig. 86. — *Natica monilifera*.

Fig. 87. — Endothélium des lacunes dans la *Natica monilifera*.

BIBLIOGRAPHIE

1685-1860.

1685. 1. COLE. — *Philosoph. Transact.* — Cité dans *Encycl. de Bruguière*, 1789, article *Vers* et dans *Bulletin scient. du Nord*, 1886, p. 164.

1817. 2. CUVIER. — *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques.*

1819. 3. FERUSSAC et DESHAYES. — *Histoire générale et particulière des Mollusques Terrestres et Fluviatiles*, 1819-1859.

1825. 4. DE BLAINVILLE. — *Manuel de malacologie et de conchyliologie.*

1832-35. 5. QUOY et GAYMARD. — Voyage de *l'Astrolabe. Zool.*, t. II et III.

1849. 6. H. MILNE-EDWARDS. — Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes. — *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. III.

1850. 7. LEYDIG. — Ueber *Paludina vivipara.* — *Zeitsch. f. wis. Zool.*, t. II.

1854. 8. WILLIAMS. — On the mechanism of aquatic Respiration in Invertebrate animals. — *Ann. and mag. of nat. hist.*, 2e série, t. XVI.

1855. 9. SPEYER. — Zootomie der *Paludina vivipara.* — *Dissert. inaug.*, Cassel.

1856. 10. LANGER. — Das Gefässsystem der Teichmuschel. — *Denkschr. der Kais. Akad. der Wiss.* Wien, t. VIII et XII.

1865-66. 11. TROSCHEL. — *Das Gebiss der Schnecken*, t. I, 1856-63; t. II, 1866.

1857. 12. LEYDIG. — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.*

1857. 13. GRAY. — *Guide to the Systematic distribution of Mollusca in the British Museum*, 2e partie.

1859. 14. DE LACAZE-DUTHIERS. — Histoire et monographie du Pleurobranche orangé.— *Ann. sc. nat.*, 4e série, t. XI.

1859. 15. DE LACAZE-DUTHIERS. — Mémoire sur la pourpre. — *Ann. sc. nat.*, 4e s., t. XII.

1859. 16. DE LACAZE-DUTHIERS. — Système nerveux de l'Haliotide. — *Ann. sc. nat.*, 4e série, t. XII.

1860-1870.

1860. 17. DE LACAZE-DUTHIERS. — Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. — *Ann. sc. nat.*, 4e série, t. XIII.

1862. 18. P. BERT. — Système nerveux de la *Patella.* — *L'Institut*, 1re sect., t. XXX.

1862. 19. BRONN et KEFERSTEIN. — Die Classen und Ordnungen des Thierreichs, IIIe vol., 2e partie, 1862-1866.

1866. 20. EBERTH. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Blutkapillaren, II, Wibellosen Thiere. — *Würzburger Naturw. Zeitschr.*, t. VI.

1867. 21. RAY LANKESTER. — On some undescribed points in the anatomy of the limpet (*Patella vulgata*). — *Ann. and Magaz. of nat. hist.*, 3e série, vol. XX.

1869. 22. BOLL. — Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, vol. V, suppl.

1869. 23. W. Flemming. — Die Haaretragenden Sinneszellen in den Oberhaut der Mollusken. — *Arch. f. Mick. Anat.*, V.

1870-1880.

1870. 24. W. Flemming. — Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. VI.

1870. 24 *bis*. G. Moquin-Tandon. — Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. — *Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XIV.

1871. 25. Dall. — On the Limpets. — *American Journ. of chonch.*, t. VI.

1871. 26. W. Flemming. — Ueber Bindessubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken. — *Habilitationsschrift, Rostock.*

1872. 27. W. Flemming. — Zur Anatomie der Landsschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XXII.

1872. 28. de Lacaze-Duthiers. — Du système nerveux des Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. — *Arch. de zool. expér.*, t. I.

1872. 29. de Lacaze-Duthiers. — Otocystes des Mollusques Gastéropodes. — *Arch. de zool. exp.*, t. I.

1872. 30. Solbrig. — Ueber die feinere Structur der Nervenelemente bei den Gasteropoden. — *Gekr. Preisschrift*, Leipzig.

1875. 31. Kollmann. — Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellebranchien, den Aplysien und den Cephalopoden. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXVIII.

1876. 32. Leydig. — Hautdecke und Schale der Gasteropoden. — *Arch. f. Naturgeschichte*, t. XLII.

1876. 33. W. Flemming. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XII.

1876. 34. Simroth. — Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXIX.

1877. 35. W. Flemming. — Ueber Bindessubstanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muscheln. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, XIII.

1877. 36. V. Jehring. — *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.*

1877. 37. Kollmann. — Die Bindesubstanz der Acephalen. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XIII.

1877. 38. Posner. — Histologische Studien über die Kiemen der Acephalen Mollusken. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XIV.

1879. 39. H. Schultze. — Die fibrilläre Structur der Nevenelemente bei Wirbellosen. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XVI.

1879. 40. H. Fol. — Développement des Gastéropodes Pulmonés. — *Arch. de Zool. Expér.*, t. VIII.

1880-1890.

1880. 41. Vayssière. — Anatomie des Bullidés. — *Ann. sc. nat.*, 6e série, t. IX.

1881. 42. Sochaczewer. — Das Riechorgan der Landpulmonaten. — *Zeitsch f. W. Zool.*, t. XXXV.

1881. 43. Spengel. — Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXXV.

1882. 44. J. Carrière. — Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchien und Gastropoden. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XXI.

1883. 45. Böhmig. — Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger Pulmonaten Gastropoden. — *Inaug. Dissert.*, Leipzig.

1873. 46. Brock. — Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXXVIII.

1883. 47. Cunningham. — The renal organs of *Patella.* — *Quart. Journ. f. Mikr. Sc.*, 3e série, t. XXIII.

1883. 48. P. Fischer. — *Traité de conchyliologie.*

1883. 49. Griesbach. — Ueber das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Naïaden und Mytiliden. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXXVIII.

1883. 49 *bis.* Ray Lankester. — Mollusca. — *Encyclopædia Britannica*, 9e édit., t. XVI, p. 632.

1883. 50. Sarasin. — Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einigen Gastropoden. — *Arbeiten aus d. Zool. Inst. Wurzburg*, t. VI.

1883. 51. Vignal. — Centres nerveux de quelques Invertébrés. — *Arch. Zool. Exp.*, 2e série, t. I.

1884. 52. Bela Haller. — Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. — *Morph. Jahrb.*, t. IX.

1884. 53. Houssay. — Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. — *Arch. Zool. Exp.*, 2e série, t. II.

1885. 54. Osborn. — On the gill of some forms of Prosobr. Molluss. — *Stud. Biol. J. Hopkins University*, vol. III. — Abst. dans *Jahrb. Zool. Stat. Neapel*, 1885, p. 106.

1885. 55. Wegmann. — Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. — *Arch. zool. exp.*, 2e série, t. II.

1885. 56. Boutan. — Recherches sur la Fissurelle. — *Arch. Zool. Exp.*, 2e série, t. III *bis.*

1885. 57. V. Jehring. — Ueber den Uropneustischen Apparat der Heliceen. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLI.

1886. 58. Bela Haller. — Untersuchungen über Marine Rhipodoglossen. — Zweite Studie. — *Morph. Jahrb.*, t. XI.

1886. 59. Drost. — Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (*Cardium edule*). — *Morph. Jahrb.*, t. XII.

1886. 60. Nansen. — The Structure and Combination of the Histological Elements of the central nervous system. — *Bergens Mus. artberetning.*

1887. 61. Bouvier. — Système nerveux, morphologie et classification des Gastéropodes Prosobranches. — *Ann. sc. nat.*, 7e série, t. III.

1887. 62. Cuénot. — Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale (note préliminaire, 2e partie). — *Arch. de Zool. Exp.*, 2e série, t. V, p. 43.

1887. 63. Garnault. — Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans.* — *Thèse*, Bordeaux.

1887. 64. Osborn. — Osphradium in *Crepidula.* — *Zool. Anz.*, t. X, p. 110.

1887. 65. Wegmann. — Organisation de la *Patella Vulgata.* — *Recueil zoologique suisse*, t. IV.

1888. 66. B. Rawitz. — Der Mantelrand der Acephalen. — *Jenaische Zeitschr.*, t. XXII.

1889. 67. R. Perrier. — Recherches sur l'appareil rénal des Gastéropodes Prosobranches. — *Ann. sc. nat.*, 7e série, t. VIII.

1889. 68. F. Bernard. — Recherches sur *Valvata Piscinalis.* — *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXI.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° Gymnospermes fossiles. — Comparaison avec les Gymnospermes actuels.

2° Aperçu général des relations lithologiques, stratigraphiques et paléontologiques du Trias soit avec les terrains primaires soit avec les terrains secondaires.

Vu et approuvé, Paris, le 13 février 1889.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 13 février 1889.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

Corbeil. — Imprimerie Crété

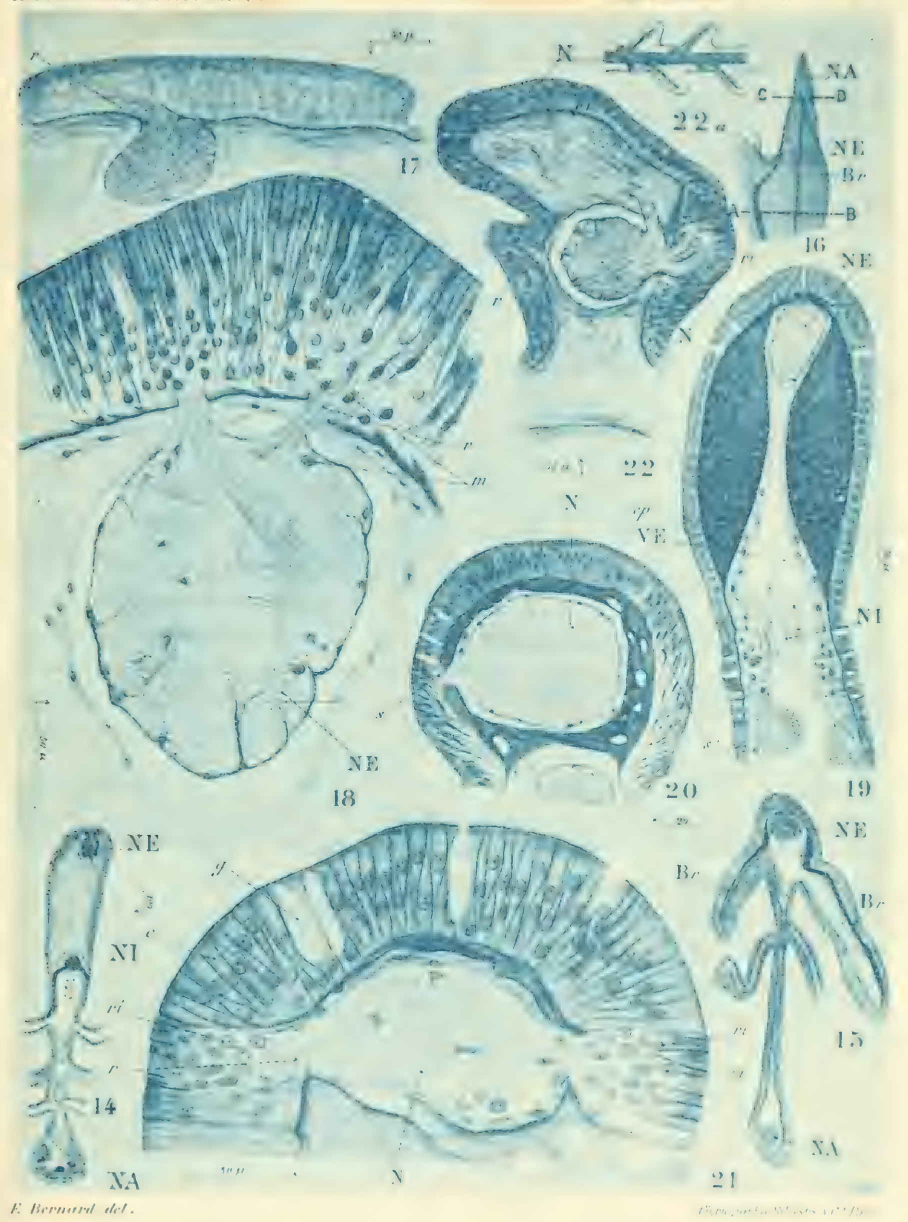




E. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches

Organe de Spengel de la Cassidaire.



E. Bernard del.

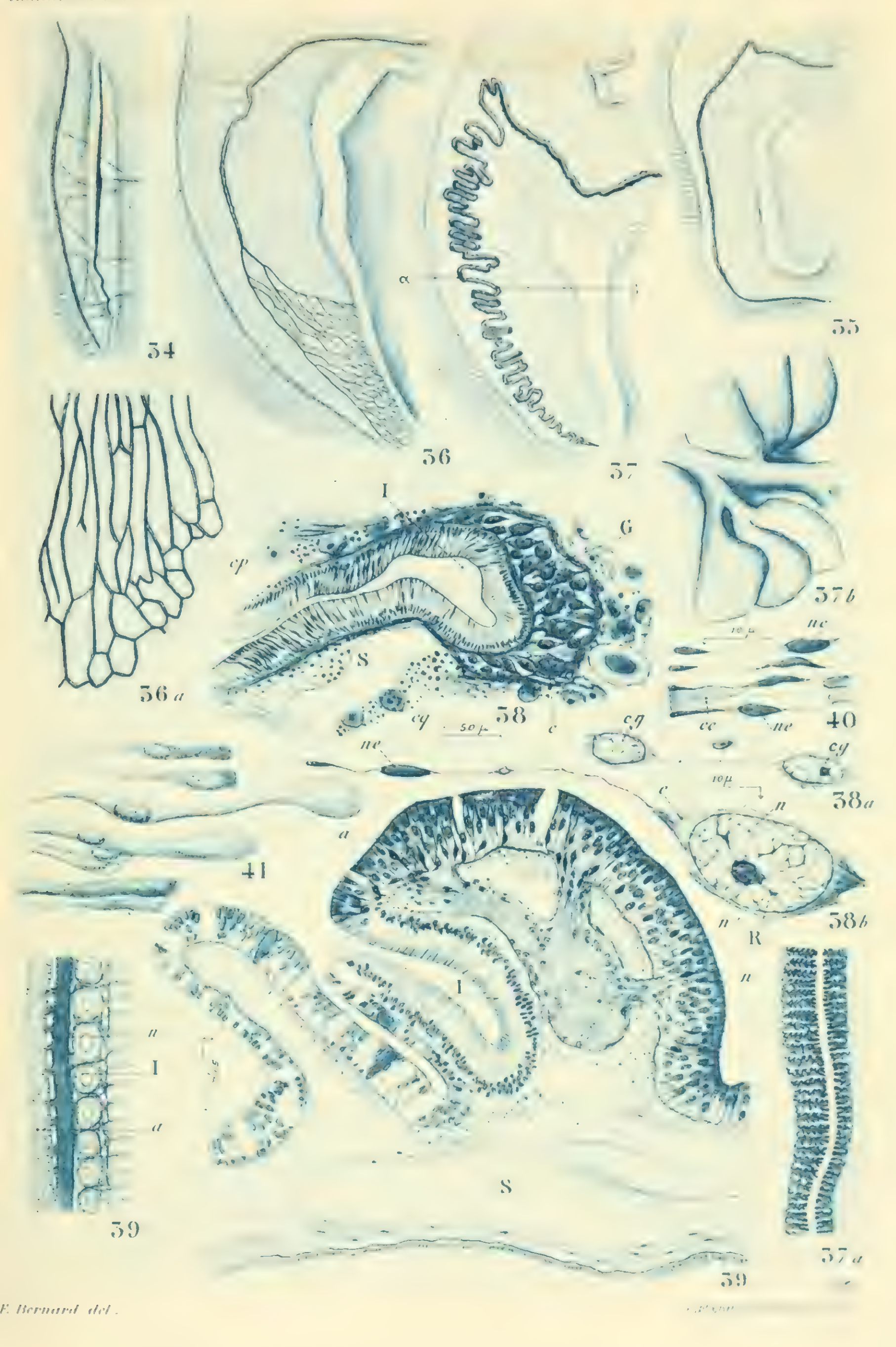
Organes palléaux des Prosobranches
Organe de Spengel des Dictocardes et des Monotocardes.



E. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches

Organe de Spengel des Trochidés (23-24) et des Monotocardes



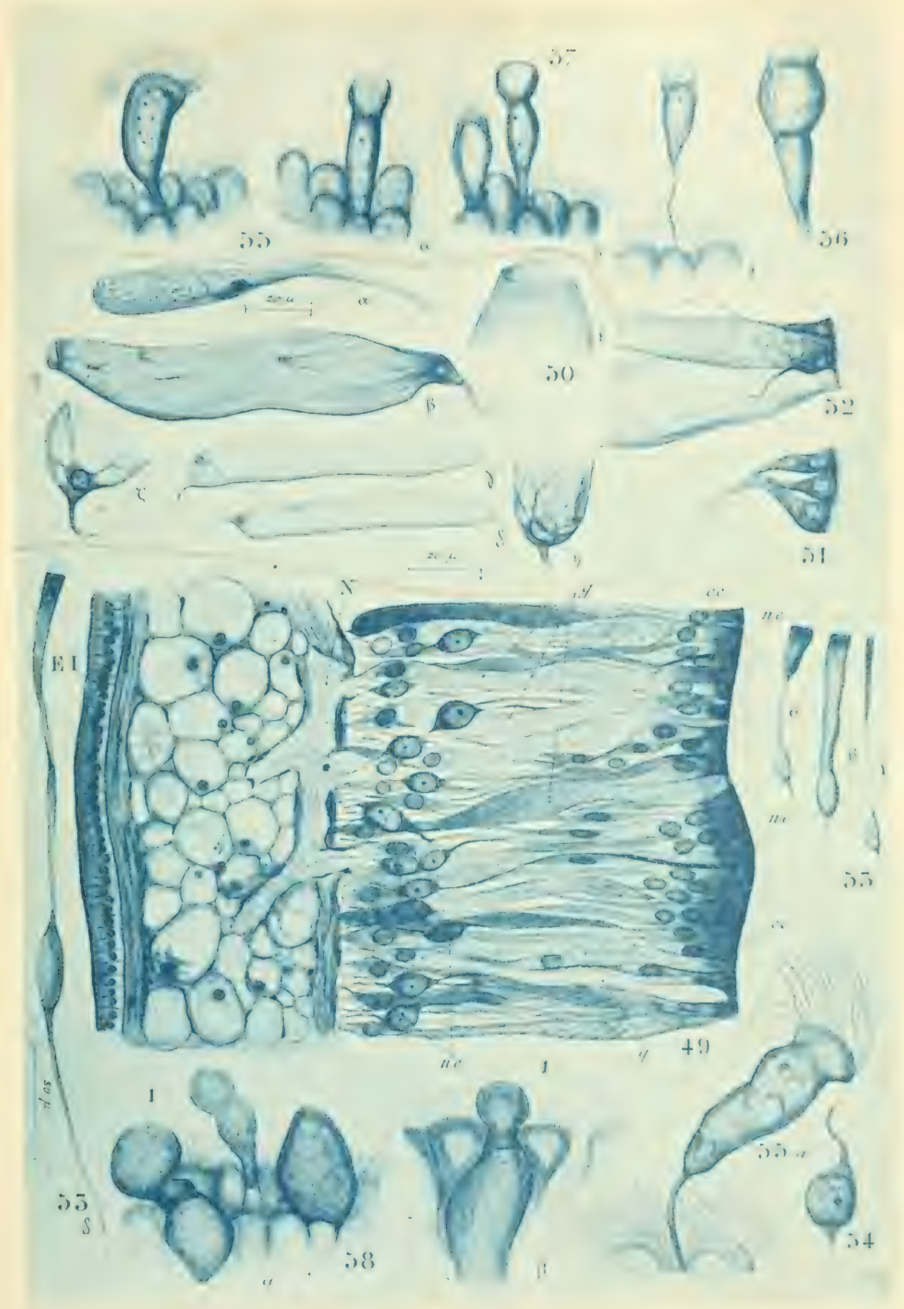
E. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches
Organe de Spengel des Monotocardes.



F. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches
Structure de la Branchie



E. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches
Sécrétion du Mucus.



F. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches

59 et 65 Patella _ 60 et 64 Bulla _ 61 et 62 Paludina



E. Bernard del.

Phototypie Silvestre & Cie Paris

Organes palléaux des Prosobranches

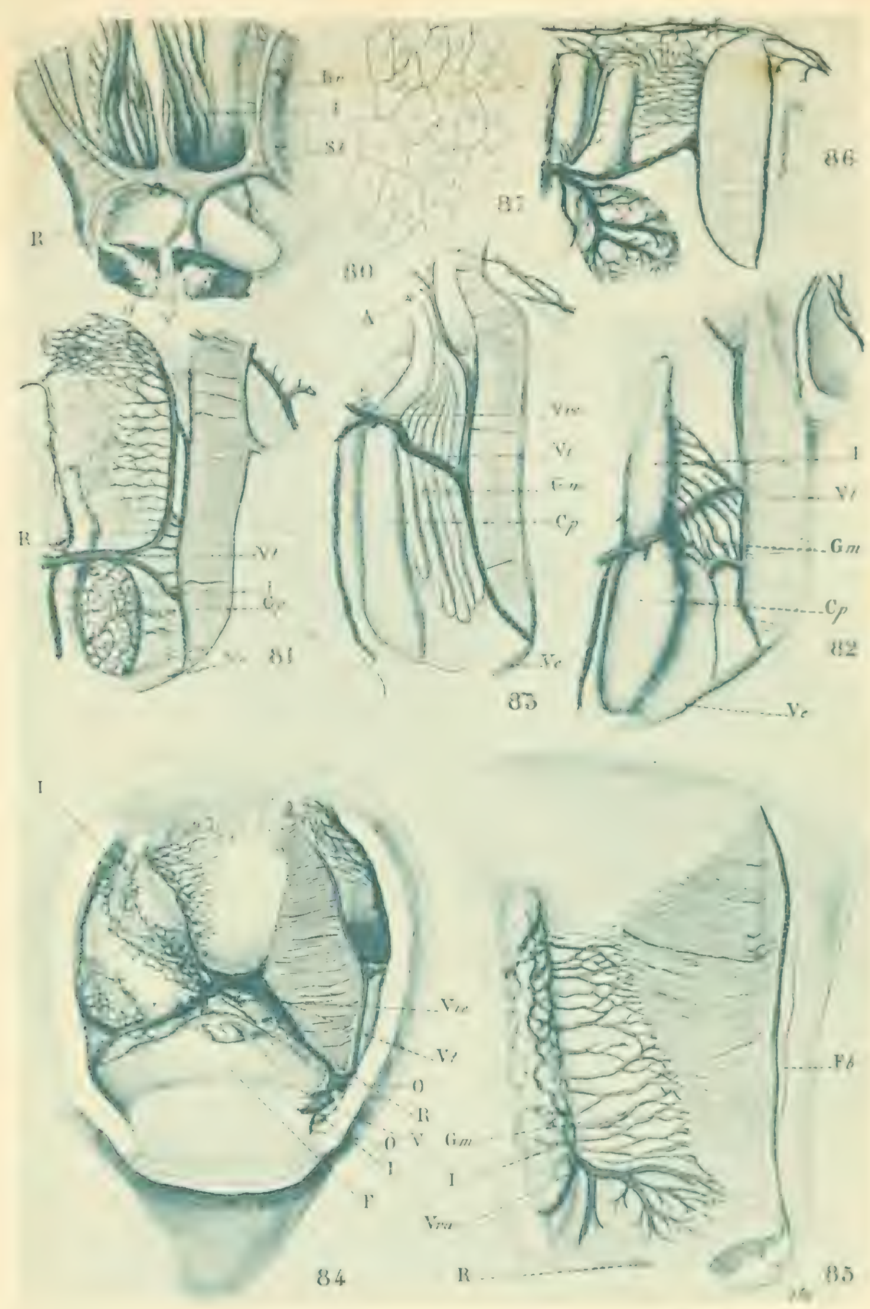
Hétérocardes (66-69) _ Valvata (70-71)



F. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches.

Tissu conjonctif.



F. Bernard del.

Organes palléaux des Prosobranches

Circulation veineuse du Manteau.

